ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

CORBEIL. — IMPRIMERIE ÉD. CRÉTÉ.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XV

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1902

SUR L'ORIGINE ET LA PROPAGATION

DE

LA ROUILLE DES CÉRÉALES

PAR LA SEMENCE

Par M. JAKOB ERIKSSON

(TRADUIT EN FRANÇAIS PAR MLLE SIGNE ERIKSSON)

(*Suite*)

PREMIÈRE PARTIE

(*Suite*)

B. — Essais de cultures isolées.

Dans ce qui précède, nous avons parlé de la présence en plein champ de certaines formes de rouille, du moment de la première apparition de ces formes au printemps ou en été, de leur spécialisation bien remarquable, de leur faible pouvoir de se propager aux plantes environnantes, de la faculté germinative des différentes formes de spores, de l'influence de certaines circonstances extérieures sur cette faculté, etc. Les observations faites sur ces sujets ne s'accordent pas bien avec les opinions généralement répandues sur l'origine et la propagation de la rouille. Car, selon ces opinions, il faudrait toujours attribuer l'apparition de la rouille — au moins lorsqu'il est question des formes de cette maladie qui apparaissent sur les Graminées — à une contamination extérieure, transmise ou bien de spores qui, au bout d'un certain temps de repos, se sont réveillées, ou bien de plantes voisines déjà malades. La même théorie admet aussi que la maladie peut très bien se propager à

63

l'aide du vent à de bien grandes distances même. En traitant presque toutes ces questions spéciales, nous n'avons eu à la fin qu'une seule ressource à comprendre et à expliquer tous les faits curieux que nous avons observés, c'est-à-dire de supposer l'existence d'un germe interne de maladie vivant dans la semence ou dans le rhizome d'où la plante sort et ensuite se développe.

Par les recherches signalées jusqu'ici, nous ne sommes pourtant pas arrivés plus loin qu'à considérer l'existence d'un tel germe de maladie comme bien vraisemblable. Pour acquérir une certitude absolue sur ce sujet, il fallait organiser des essais spéciaux dans lesquels les plantes pourraient être, pendant tout le temps de leur développement, mises à l'abri de toute contamination extérieure. Aussi de nombreuses *cultures isolées* ont-elles été faites dans le cours des années, et dans ce qui suit nous allons en signaler les principales.

a. *Pieds d'Avoine, élevés en caisses de cultures, l'été 1892.* — Les recherches spéciales qui visent la question que nous avons maintenant à traiter commençaient pendant l'été 1892. Les premiers de ces essais avaient pour but de nous montrer : 1° si l'on pouvait vraiment cultiver avec succès des pieds de Graminées en de telles caisses, et 2° quelle importance pourrait bien avoir la présence de spores ou de germes de spores dans le sol où poussent les plantes.

Les caisses employées étaient carrées, hautes de 1m,50, et bâties en verre et en bois. Les carreaux, d'une hauteur de 1m,20 et d'une largeur de 0m,40, étaient emmortaisés dans quatre pieds corniers verticaux, larges chacun de 5 centimètres. Au-dessous de cette partie supérieure en verre, il y en avait une autre en bois et de la même largeur que celle-là. Ces deux parties de la caisse étaient très bien vissées, afin qu'aucune matière contagieuse du dehors ne pût y pénétrer. Dans deux côtés de la partie inférieure de la caisse, on avait emmortaisé des châssis à ventilation, formés de doubles filets de métal, l'espace intermédiaire, large de 4 centimètres à peu près, étant rempli de coton. Au-dessus de la partie en verre il y avait encore de tels châssis à ventilation réservés à l'air qui s'en allait, et tout en haut se trouvait enfin un faîte, couvert de carton bitumé. Même ici, les parties diverses étaient si bien ajustées les unes aux autres que des matières contagieuses étrangères n'auraient point pu pénétrer dans la caisse. Nos trois caisses reposaient chacune sur une boîte carrée qui, entièrement enfoncée dans la terre, avait 30 centimètres de profondeur. Les vitres des deux premières caisses étaient toutes d'une seule pièce de verre. Dans la troisième caisse, au contraire, l'une des parois était divisée en deux par une traverse.

Ainsi il y avait ici deux carreaux, dont le supérieur n'était point scellé, mais seulement goujonné à son entaille. C'est qu'on devait l'ôter, pendant l'été, pour faire des inoculations sur les plantes qui se trouvaient en dedans de la caisse.

La boîte de la première caisse fut remplie de terreau mêlé avec un peu de terre argileuse (un quart), qu'on avait fait venir d'un champ cultivé voisin. Dans cette boîte, furent semés ensuite, à certaines distances entre eux, 5 grains d'Avoine qui, avant d'être mis dans cette terre, avaient été laissés pendant quelques jours sur du papier buvard tout blanc et propre et un peu mouillé, où à la fin ils s'étaient enflés. Chacun de ces 5 grains était ainsi placé dans un petit trou où il fut ensuite entouré et recouvert entièrement de fragments de chaumes du *Triticum repens* envahis par la rouille noire. A plusieurs autres endroits, de tels fragments de chaumes à téleutospores bien vivaces furent encore enfoncés dans la terre. La boîte de la seconde caisse ne contenait que de la terre végétale bien grasse, privée de tout germe étranger par une stérilisation préalable. Il en était de même avec celle de la troisième caisse. Comme dans la première caisse, nous plaçâmes même dans chacune de ses deux dernières, 5 grains d'Avoine du même échantillon dont avaient été pris les grains semés dans la première caisse. Or, dans ces deux boîtes, nous ne mîmes point de pailles rouillées.

Le 4 juin, les caisses furent dressées, et le même jour l'ensemencement eut lieu dans les boîtes. Au besoin, on pouvait y arroser la terre au moyen de tubes de laiton dont il y en avait un, ajusté très étroitement, dans l'un des pieds corniers de chaque caisse. La partie du tube qui se trouvait en dedans de la caisse était courbée un peu en bas et aboutissait toujours en une passoire. L'autre bout du tube était couvert, sauf pendant les moments des arrosements mêmes, d'une calotte en caoutchouc. Pour l'arrosement, on se servait d'eau distillée, conservée en flacons à doubles ballons de caoutchouc. Au sud de ces caisses de cultures, rangées en file dans le jardin d'essais, nous dressâmes, le lendemain du jour de l'ensemencement, une toile de coton, large de 1^{m},50, attachée à des pieux enfoncés dans la terre. Ce procédé avait pour but de mettre les caisses à l'abri d'un soleil qui, sur le haut du jour, fut souvent trop ardent. Accroché à la paroi du nord, il y avait sur l'une des caisses un thermomètre dont le réservoir, grâce à un fourreau en bois, ne devait jamais être exposé aux rayons directs du soleil.

Le 7 juin, l'Avoine commençait à lever, et au bout de deux jours encore, c'est-à-dire le 9, elle était sortie de dessous terre dans toutes les caisses. A partir de cette date-ci, les plantes poussaient

toutes d'une manière aussi vigoureuse que rapide, et après deux ou trois semaines seulement, on voyait qu'elles étaient, au point de vue du développement, fort en avant des pieds de cette variété qui, semés eux aussi le 4 juin, poussaient en toute liberté dans le jardin d'essais. Le pas qu'avaient les plantes des caisses sur les plantes de plein vent, devenait de semaine en semaine plus considérable. Celles-là avaient des pousses beaucoup plus nombreuses et plus longues que celles-ci, tout en étant pourtant d'un vert plus pâle. Cette dernière circonstance était, bien entendu, à attribuer à ce que les plantes avaient été moins exposées à l'ardeur du soleil, grâce aux murs des caisses et à cette toile de coton dont nous venons de parler.

En plein champ, l'*Uredo graminis* commençait à apparaître le 20 août. On en voyait d'abord quelques taches isolées sur les pieds d'Avoine qui poussaient en liberté dans le jardin d'essais. La maladie s'y propageait rapidement et, au bout de quelques semaines seulement, toutes les plantes en étaient entièrement détruites. *Dans les trois caisses de cultures*, au contraire, *il n'y avait jamais*, cette année-ci, *la moindre trace de rouille.*

Si vraiment une inoculation directe au moyen de téleutospores germant au printemps et mêlées avec la terre se produit dans la nature sur les jeunes plantules, il semble qu'on eût dû trouver de la rouille dans la première caisse. Car la terre dont était remplie celle-ci était mêlée de fragments de pailles rouillées de Chiendent, et venait du reste d'un champ qui, l'année précédente, avait porté des céréales d'espèces diverses. Aussi voudrait-on peut-être regarder cela comme une preuve toute sûre de ce que, dans la nature, aucune inoculation pareille n'a jamais lieu. Or, en observant les choses de plus près, nous allons voir qu'en ce cas, les résultats négatifs ne prouvent presque rien du tout. De même, les résultats négatifs reçus dans les seconde et troisième caisses, où les plantes poussaient dans un sol stérilisé, ne peuvent pas non plus détruire l'opinion d'un germe interne de maladie, vivant dans le grain dès le début même.

Comme nous venons de le dire, les pailles de la première caisse étaient restées indemnes, mais c'est là une chose qui ne prouve rien du tout. La terre dont était remplie cette caisse était mêlée de pailles de Chiendent portant des spores d'une forme de rouille noire qui, à ce que nous avons éprouvé plus tard (Eriksson, I et V), ni dans l'état d'Uredo, ni dans celui d'Aecidium, n'a le pouvoir de se communiquer à l'Avoine, et au sujet de laquelle il faut ainsi supposer qu'elle ne peut pas non plus, dans l'état de Puccinia, contaminer cette

céréale. Pourtant ce n'est pas à cause de cela que les plantes indemnes de cette caisse ne peuvent rien prouver, car, même si l'influence des pailles de Chiendent, envahies de rouille, est à considérer comme nulle, il ne faut pourtant pas oublier qu'une partie de la terre où poussaient ces plantes-ci venait d'un champ qui, l'année précédente, avait porté des céréales d'espèces diverses, ainsi de l'Avoine même. A coup sûr, cette terre contenait ainsi des spores et des germes de spores de la forme de rouille noire même qui attaque l'Avoine et à laquelle il est à supposer que les plantules étaient bien disposées.

Nous voyons par conséquent que la cause de ce que les plantes saines de cette caisse ne peuvent rien démontrer contre une telle inoculation de sporidies, est bien une autre. C'est que tous les pieds enfermés — ceux de cette caisse comme ceux des deux autres — avaient poussé d'une manière beaucoup trop anormale pour que l'absence de la maladie eût pu rien prouver à cet égard. Car, lorsqu'il s'agit d'une inoculation de sporidies directe, le temps de l'incubation doit être bien considérable. Comme nous l'avons signalé dans ce qui précède, le temps qui, en état de liberté, s'écoule entre la germination des téleutospores (mai) et l'apparition des premières pustules (août), s'élève à environ trois mois, et c'est donc cet espace de temps-là qui, en cas d'inoculaton directe, doit devenir le temps de l'incubation.

S'il est vraiment ainsi qu'il faut toujours, avant l'apparition de la maladie, un certain temps d'incubation, il est certainement à croire que cette apparition n'a jamais lieu sans une lutte précédente entre l'organisme, dans lequel la matière contagieuse s'est glissée d'un côté, et cette matière contagieuse même de l'autre, et il faut encore supposer que, plus le temps de l'incubation est long, d'autant plus cette lutte est acharnée. Le résultat de ce combat dépend sans doute de maintes choses, et en première ligne, il faudra alors nommer la vitalité de la matière contagieuse, son pouvoir de causer une apparition de la maladie et la force de résistance naturelle contre le champignon que possède l'organisme attaqué. Mais il y a aussi d'autres circonstances qui influent sur le résultat de ce combat, c'est-à-dire l'énergie avec laquelle l'organisme se défend contre la maladie, énergie différente selon l'abondance inégale des substances nutritives et selon les conditions différentes de chaleur, d'humidité et de lumière qui se sont produites immédiatement avant l'inoculation et ensuite durant la période de l'incubation.

Si cette dernière période n'est que de peu de durée (huit à dix jours) — ce qui est le plus ordinaire quand il s'agit d'inoculations à

urédospores ou à aecidiospores — il n'y a point à craindre une influence bien remarquable de la part des agents extérieurs. Que la matière contagieuse soit abondante et vitale, et qu'ensuite les spores s'arrêtent sur une matière propice à leur développement, voilà ce qui alors est surtout d'une grande importance. Aussi ces inoculations donnent-elles, en général, des résultats bien abondants, chose mise en évidence par des tableaux représentés autre part (Eriksson, I, V, XIV, XV). Par conséquent, on pourra bien tirer de ces essais des preuves toutes sûres, pour ou contre une certaine théorie, afin d'apprendre ainsi si elle est justifiée ou non.

Lorsqu'il s'agit d'une apparition de la maladie, précédée par un temps de préparation bien considérable, — s'élevant jusqu'à deux ou trois mois, — nous voyons la chose se présenter d'une tout autre manière. Car, en ce cas, il est bien à supposer que les conditions extérieures de nutrition, de chaleur, etc. qui, tout à l'heure, ne furent mises qu'en dernier lieu, exercent une action bien plus grande sur le résultat. Une aberration décidant de l'issue de la lutte en faveur tantôt de l'attaquant, tantôt de l'attaqué, est ici bien possible. Dans ce qui précède (t. XIV, p. 88), nous avons, en voulant expliquer l'apparition caractéristique de la rouille brune pendant l'année 1896, dont le mois de juin se distingua par sa chaleur tropicale, signalé certains faits bien curieux et remarqués en plein champ, qui ne se laissent point expliquer autrement que comme le résultat même d'une telle aberration. Cette fois-là — où il était question d'une forme de champignon d'une nature plus méridionale, — l'aberration avait eu lieu en faveur du champignon. Les observations faites en 1892, en caisses de cultures isolées, et la plupart des essais exécutés pendant les années suivantes, avec des formes de champignon plus septentrionales, comme les *Puccinia glumarum* et *Puccinia graminis*, pourront nous servir d'exemple d'une aberration semblable en sens contraire où la plante nourricière attaquée a ainsi eu le dessus.

Sous de telles conditions, il faudra bien prendre garde de ne voir dans ce que les plantes de la première caisse restaient indemnes, bien qu'elles poussassent dans un sol contenant pour sûr des spores d'hiver germinatives, une preuve péremptoire contre la possibilité d'une inoculation directe de sporidies. De même, on doit n'avoir garde de regarder les résultats analogues, reçus dans les seconde et troisième caisses, comme des preuves contre l'existence d'un germe interne de maladie dans la semence elle-même. Dans toutes les trois caisses, les plantes avaient poussé d'une manière beaucoup trop rapide et paraissaient toutes luxuriantes. Aussi, est-il bien probable

que, par ce développement anormal, l'équilibre entre le parasite et la plante nourricière pendant cette période d'incubation bien considérable, a été détruit.

Le 23 août, bien tard dans la soirée, et le 24 août, de très bon matin, nous fîmes des inoculations avec des urédospores de la rouille noire de l'Avoine, dans la troisième caisse, dont l'un des murs était divisé en deux par une traverse, comme nous l'avons signalé dans ce qui précède. Ces essais mettent en évidence que la manière anormale dont poussaient les plantes dans ces caisses de cultures, ne pouvait pas les rendre indisposées à une inoculation demandant un court temps d'incubation. Les inoculations du 23 furent exécutées sur deux grappes d'épis et sur quatre pailles, dans l'aisselle le plus en haut. Le 24, les inoculations furent faites dans trois aisselles, sur un limbe et une gaine. La plupart de ces essais donnaient, au bout de dix à vingt jours, des résultats positifs.

b. *Pieds de blé d'automne, élevés en caisses de cultures, l'automne 1892, et se conservant ensuite pendant tout l'hiver suivant.* — Les essais dont nous venons de donner la description avaient mis en évidence qu'il fallait, pour obtenir des résultats tout sûrs, se servir d'une espèce de céréale, très disposée à une certaine forme de rouille. C'est que cette qualité-ci doit, pour sûr, prouver une grande vitalité interne du champignon, et, en même temps, servir de contrepoids aux inconvénients qu'offre toujours cette méthode de cultiver des plantes en caisses. Par conséquent, nous choisîmes, comme très propre à ce but, une espèce de blé d'automne, le Michigan Bronce, très disposée à la rouille jaune (*Puccinia glumarum*). Sur cette espèce de Blé, les premières traces de la rouille jaune commençaient en général à apparaître quatre à cinq semaines après l'ensemencement, et même si, par la culture en caisses, cette apparition pouvait devenir un peu reculée, il était pourtant à supposer qu'elle aurait lieu avant le commencement de l'hiver, supposé que les semailles n'eussent pas lieu tout à fait trop tard.

Pour ces nouveaux essais, nous fîmes construire quelques petites caisses spéciales que vous pouvez voir représentées ci-après (fig. 3) (1). Elles étaient carrées et avaient une hauteur de 85 centimètres et une largeur de 30 centimètres, à peu près. En bas, les parois étaient de bois, et, en outre, munies de quelques ventilateurs ; en haut, elles étaient de verre, les carreaux, hauts de 44 centimètres et larges de

(1) La photographie fut prise en 1897 où un nouvel essai fut exécuté dans l'une des vieilles caisses. Pour cet essai nous ne nous servîmes pas, comme en 1892, d'une boîte de bois carrée, mais au contraire d'un vase rond en métal.

27 centimètres, étant emmortaisés dans des pieds corniers en bois. Tout en haut, il y avait enfin un toit à deux faces, couvert de carton bitumé. Sous les saillies de ce toit, il y avait des châssis à ventilation, réservés à l'air qui s'en allait, et couverts, comme ceux du bas, de plaques en talus devant servir d'abri contre la pluie. Au dedans de chaque caisse, nous mîmes ensuite sur le sol une boîte de bois carrée, dont le fond était percé, pour donner cours à l'eau. Dans ces boîtes, les grains furent semés.

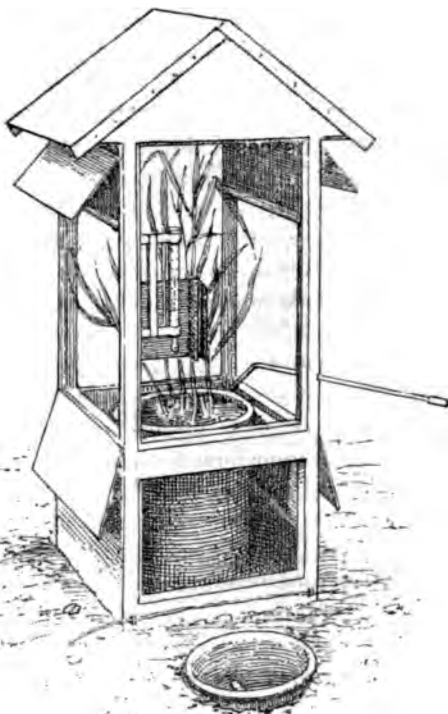


Fig. 3. — Caisse de culture isolée, basse et carrée. En 1892 (1/12).

Dans ces quatorze caisses, placées en deux rangs parallèles de l'est à l'ouest — sept dans chaque rang — les choses furent arrangées de telle manière que le montre le tableau XXV.

Les grains semés dans les six premières caisses étaient gravement envahis par la rouille et résultaient d'un échantillon de Blé de Michigan Bronce qu'on venait de récolter dans le champ de Céréales. Dans les caisses 8-14, les grains résultaient d'épis tout indemnes de la même espèce de Céréales, récoltés de pieds qui, le 12 mai 1892, avaient été transplantés en pots à fleurs (t. XIV, p. 81). Ces pots avaient été placés dans la serre, où nous les avions arrosés ensuite avec des liquides destinés à tuer les champignons qui pourraient s'y trouver. C'est qu'on avait voulu apprendre, si, par un tel procédé, on pourrait arrêter la maladie. Aucune fois, les épis de ces dernières plantes n'avaient montré de traces de rouille, et il faut ajouter que les grains en étaient bien plus grands que les grains les plus nourris de ceux qu'on avait récoltés en plein champ. Le poids de ceux-là était de

Tabl. XXV. — Essais de cultures isolées exécutés avec du Blé d'automne (Michigan Bronce) dans de basses caisses protectrices, dès l'automne 1892 au printemps 1893.

NUMÉROS des caisses.	JOUR du début de l'essai.	ÉTAT et traitement du sol.	ÉTAT et traitement des semences.	INTERVENTION de matières étrangères dans le sol.
1	12 sept.	Sol arable *non stérilisé.*	9 grains *ratatinés* à téleutospores (*Puccinia glumarum*).	0
2	—	Sol arable *stérilisé* pendant 5 heures.	= nr. 1	0
3	—	Sol arable *non stérilisé.*	9 grains *non ratatinés* sans téleutospores.	0
4	—	Sol arable *stérilisé* pendant 5 heures.	= nr. 3	0
5	—	Sol arable *stérilisé* pendant 5 heures.	9 grains *non ratatinés*, sans téleutospores, trempés dans de l'eau froide pendant cinq heures, et désinfectés ensuite par un *traitement à eau chaude*, institué par Jensen.	0
6	13 sept.	Sol arable *stérilisé* pendant 5 heures.	9 grains *ratatinés* à téleutospores (*Puccinia glumarum*); les grains *chauffés dans une étuve* (pour désinfection) à 40-43° C. pendant quatre heures.	0
7	—	Sol arable *stérilisé* pendant 5 heures.	*Epi entier attaqué de rouille*, pris dans la grange le 11 septembre et le lendemain placé en plein champ sur du sol humide.	0
8	—	Sol arable *non stérilisé.*	9 grains *non ratatinés* (*sains?*) résultant d'épis qui n'avaient montré aucune trace de rouille.	0
9	14 sept.	Sol arable *stérilisé* pendant 5 heures.	= nr. 8	0
10	15 sept.	Sol arable *stérilisé* pendant 5 heures.	= nr. 8	De l'*Uredo glumarum* tout *autour de chaque grain*. Spores à faculté germinative assez re-

NUMÉROS des caisses.	JOUR du début de l'essai.	ÉTAT et traitement du sol.	ÉTAT et traitement des semences.	INTERVENTION de matières étrangères dans le sol.
				marquable et résultant d'épis de Blé de printemps, récoltés dans le champ cultivé.
11	15 sept.	Sol arable *stérilisé* pendant 5 heures.	= nr. 8	Du *Puccinia glumarum*. Deux glumes rouillées *autour de chaque grain*. En outre des fragments de glumes rouillées dans le petit trou où était enfoncé chaque grain.
12	16 sept.	Sol arable *stérilisé* pendant 5 heures.	9 grains *non ratatinés* (*sains?*) résultant d'épis indemnes et, depuis quelques jours, reposant sur du papier buvard tout blanc et propre où ils avaient été mis pour germer. Au moment où les *germes furent mis en terre* ils avaient la tigelle longue de 3 à 5 millim. et 2 à 3 racines dont la plus longue était de 5 à 10 millim.	De l'*Uredo glumarum* abondant *sur les tigelles et les racines*. L'origine et l'espèce des spores = nr. 10.
13	—	Sol arable *stérilisé* pendant 5 heures.	= nr. 12	Du *Puccinia glumarum sur les tigelles et les racines*. Spores résultant de Blé de Michigan Bronce et montrant une faculté germinative assez bonne.
14	17 sept.	Sol arable *stérilisé* pendant 5 heures.	= nr. 12.	0

5^{gr},915, et de ceux-ci de 4^{gr},543 pour 100 grains. Aussi, est-il bien à supposer que s'il y avait vraiment, dans ceux-là même, un germe de maladie hérité de la plante mère, la vie de ce germe était au moins réduite à un minimum, et que, par conséquent, les grains étaient à regarder comme sains.

Ces recherches visaient les questions suivantes :

1° Le grain ou la plantule peuvent-ils être contaminés par l'*Uredo glumarum* ?

2° Le grain ou la plantule peuvent-ils être contaminés par le *Puccinia glumarum ?*

3° La maladie peut-elle provenir d'une semence malade ?

4° La désinfection d'une semence soupçonnée d'être malade — par un chauffage à sec ou suivant le traitement à eau chaude institué par Jensen — peut-il empêcher la maladie d'apparaître ?

Il est bien à regretter que nous n'ayons reçu de réponses satisfaisantes à aucune de ces questions. Dans toutes les quatorze caisses, les plantes sortaient de dessous terre et continuaient à se développer, 9 pieds dans chacune d'elles, excepté dans la première, où il n'y en avait que 6, et dans la quatorzième, où il y en avait 8 seulement. Or, *dans aucune de ces caisses, on ne pouvait jamais découvrir de traces de rouille.* Les plantes avaient été soumises à des examens minutieux les 20, 22, 25 et 30 septembre, les 5, 12 et 31 octobre, et le 16 novembre, ainsi durant un temps de deux mois à peu près.

Dans toutes les caisses, les plantes se développaient d'une manière excessivement vigoureuse et rapide. Dès le 5 octobre même, c'est-à-dire dix-huit à vingt-trois jours après l'ensemencement, les entrenœuds et les feuilles des plantes des caisses étaient incomparablement plus longs que ceux des pieds voisins poussant en liberté, et le 9 octobre, on trouvait le sommet de la première feuille de quelques-unes de ces plantes enfermées en train de devenir jaune, ce qui montre que cette feuille ne jouait plus aucun rôle, mais qu'elle avait déjà commencé à se faner. Plus tard, l'expérience nous a montré que c'est là un présage infaillible de ce qu'il n'y aura jamais de rouille sur cette feuille. Entre le 16 et le 19 octobre, il gelait pendant la nuit, et la température variait entre — 2° et — 7°, de sorte qu'au matin, les verres des caisses étaient toujours couverts de glace. Les plantes qui se trouvaient au dedans d'elles furent ainsi arrêtées dans leur développement, et, par conséquent, on ne pouvait plus s'attendre à voir apparaître, cette année-là, de rouille dans aucune des caisses.

Dans la quatorzième caisse on avait fait deux inoculations extraordinaires, l'une le 22 septembre et l'autre le 24 du même mois, — ainsi cinq à sept jours après les semailles, — toutes deux avec du *Puccinia glumarum.* La matière contagieuse, qui résultait de glumelles de Blé de Michigan-Bronce, était très abondante et avait en outre germé fort bien. Les inoculations furent exécutées sur les huit jeunes plantules que nous couvrîmes ensuite d'une cloche de verre et que nous arrosâmes plusieurs fois pendant les trois jours suivants. Le 30 septembre enfin, la cloche fut ôtée. En dépit de tout cela nous ne vîmes aucune trace de rouille sur ces plantes, pas même

aussi tard que le 24 novembre, c'est-à-dire deux mois après la dernière inoculation.

Bien que négatifs, les résultats de ces essais furent assez instructifs. En faisant les recherches, on avait suivi un plan embrassant toutes les possibilités pour l'origine de la maladie : 1° inoculation d'uredospores sur des graines (caisse 10) et sur de jeunes plantules (caisse 12); 2° inoculation de téleutospores sur des graines (caisse 11) et sur de jeunes plantules (caisse 13 et 14), et 3° germe interne de maladie dans la semence (caisses 2 et 4). Jamais nous n'obtînmes pourtant de résultats positifs, chose qui est sans doute à attribuer à ce que les essais à d'autres points de vue n'ont pas été arrangés assez conformément à la nature. Par conséquent ces résultats ne peuvent pas être de très grande importance pour la solution des questions nommées. En plein champ cette arrière-saison semblait être, après tout, assez favorable au développement de la rouille jaune. C'est que dans la partie du champ d'essais où était cultivé le Blé d'automne — partie qui n'était éloignée du jardin d'essais que par quelques centaines de mètres — il y avait de cette forme de rouille dès le 1er octobre dans 14 parcelles et dès le 6 de ce mois dans 120 parcelles parmi 128, et cela souvent (31 cas) à un degré fort considérable (degrés 3-4) (Eriksson et Henning, I, 147).

Dès le milieu du mois d'octobre il faisait bien froid, et la température descendait souvent au-dessous du zéro de quoi il s'ensuit qu'il fallait désespérer de trouver, cette année-là même, des traces de rouille sur les plantes. Pourtant l'apparition de la rouille sur le semis d'automne n'est pas, quand elle a lieu en ce moment-là, de très grande importance. En la comparant avec la réapparition de la maladie, l'année suivante, aux mois de juin à juillet, on ne peut que la considérer comme une phase proleptique dans le cycle du développement du champignon. Puisqu'il en est ainsi nous nous décidâmes à chercher à conserver les plantes en vie pendant l'hiver qui allait suivre. Dès lors on dressa ainsi tout autour de chaque caisse un tapis de paille et plaça ensuite sur la partie supérieure du cylindre, restée sans abri, un chapeau de paille. Cela se passa à la fin de novembre, et, couvertes de cette manière, les caisses furent laissées jusqu'au printemps suivant.

Au printemps 1893, le 29 mars, les chapeaux et les tapis furent enlevés. Dans le voisinage des caisses le sol était déjà nu, mais à un mètre au nord d'elles il y avait encore de la neige à un demi-mètre d'épaisseur. En ce moment-ci les deux thermomètres qui se trouvaient l'un à l'extérieur, l'autre à l'intérieur de l'une des caisses, montraient tous les deux + 7°, la température étant d'ailleurs dans le jardin

d'essais de + 11°. Dans toutes les caisses les plantes semblaient être en vie, mais les feuilles étaient souvent bien moisies. Aussitôt les tapis et les chapeaux enlevés, on arrosa la terre dans toutes les caisses, en même temps qu'on dressa autour d'elles des toiles de coton pour les mettre ainsi à l'abri de l'ardeur du soleil.

Le lendemain, le 30 mars, le soleil y donnait durant toute la matinée. A une heure de l'après-midi le thermomètre placé à l'extérieur de la caisse montrait + 6°, celui se trouvant à l'intérieur + 17°. La toile, dont nous venons de parler, fut alors placée de manière à mettre à l'abri du soleil non seulement le toit de la caisse mais les parois mêmes. Il s'ensuit que la différence entre les températures fut diminuée de sorte que les thermomètres montraient par un temps radieux, par exemple :

A 1 h. 15 de l'après-midi :	l'extér.	+ 6°,	l'intér.	+ 14°;	différence :	8°
2 h.	—	—	+ 6°	—	+ 10°,5	—	4°,5
3 h.	—	—	+ 6°	—	+ 10°,5	—	4°,5

Cela ne suffit pourtant pas à conserver les plantes en vie, car, au bout d'une semaine, elles étaient mortes dans toutes les caisses. Ainsi la conservation des plantes pendant l'hiver avait mal réussi, et la rouille n'avait jamais apparu.

c. *Pieds de Céréales de printemps, élevés en caisses de cultures, l'été 1893.* — L'issue des essais que nous venons de signaler nous avait appris que, si l'on veut gagner des résultats vraiment démonstratifs, les Céréales printanières sont bien à préférer aux sortes automnales puisqu'on n'a pas besoin de les conserver en vie pendant l'hiver. De tels essais avec des espèces printanières furent aussi projetés immédiatement, et nous fîmes donc construire de nouvelles caisses ressemblant presque parfaitement à celles qu'on avait employées l'automne dernier. On les fit seulement une fois plus hautes que celles-ci pour que les plantes pussent y parvenir à un développement plus complet et l'on mit en outre des ventilateurs à tous les quatre côtés, en haut aussi bien qu'en bas (fig. 4) (1). Les caisses étaient au nombre de sept, et les essais furent exécutés de la manière suivante, tableau XXVI :

(1) La photographie fut prise en 1897 où un nouvel essai fut exécuté dans l'une des vieilles caisses. Pour cet essai nous ne nous servîmes pas, comme en 1893, d'un pot de faïence, mais d'un vase rond de métal.

TABL. XXVI. — **Essais de cultures isolées avec des espèces printanières exécutés dans de hautes caisses protectrices.**

(Été 1893.)

Numéros des caisses.	Jour du début de l'essai.	État et traitement du sol.	État et traitement des semences.	Intervention de matières étrangères dans le sol.
1	15 mai.	Sol *non stérilisé*.	5 grains *ratatinés* de l'*Hordeum vulgare* var. *cornutum* à téleutospores (*Puccinia glumarum*).	0
2	—	Sol *stérilisé* pendant 3 heures.	= nr. 1	0
3	—	Sol *non stérilisé*.	5 grains *non ratatinés* de l'*Hordeum vulgare* var. *cornutum* sans téleutospores.	0
4	—	Sol *stérilisé* pendant 3 heures.	= nr. 3	0
5	—	Sol *non stérilisé*.	5 grains de l'*Avena orientalis* var. *tristis* sans téleutospores.	Du *Puccinia graminis*. Fragments de pailles d'*Avena* rouillées, placées autour des grains.
6	—	Sol *stérilisé* pendant 3 heures.	= nr. 5	= nr. 5.
7	—	Sol *stérilisé* pendant 3 heures.	= nr. 5	0

Dans ces essais nous employâmes, dans les caisses, de hauts pots de faïence.

Deux jours après celui où les pots furent placés dans les caisses, — deux jours auparavant les grains avaient été enfouis dans le sol dont étaient remplis ces pots, — les plantes commençaient à sortir de dessous terre. Le 19 mai, toutes les cinq plantes avaient paru dans la première, la troisième, la quatrième et la septième caisse, tandis que dans la sixième elles ne levaient que dès le 25 du même mois. Dans la deuxième on ne vit jamais apparaître plus de trois plantes et dans la cinquième jamais plus de quatre.

Afin de modérer la température dans les caisses — elle s'élevait, par un temps radieux, à environ 8° et, sous un ciel couvert, à environ 3° de plus qu'au dehors, — nous avons dressé, le 20 mai, des toiles ombrageantes autour des caisses, le long des trois côtés — est, sud et ouest — où le soleil pouvait parvenir. Pourtant cela fut pres-

que sans effet et les différences entre les températures restaient presque les mêmes. Voilà pourquoi nous avons tendu, le 29 mai, au sud de la caisse, à environ un mètre de là, un grand morceau de toile un peu en surplomb, afin de mettre ainsi les toits à l'abri des rayons ardents du soleil durant les heures les plus chaudes de la journée. Or, il n'y eut jamais lieu, en dépit de tout cela, un changement remarquable au point de vue de la température.

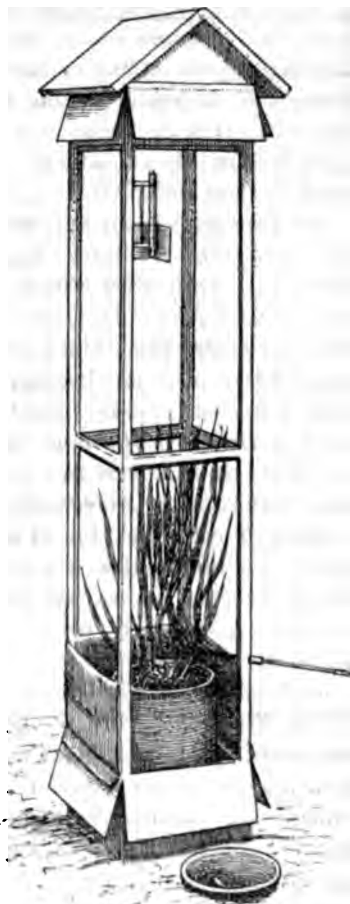


Fig. 4. — Caisse de culture isolée, haute et carrée. En 1893 (1/15).

La grande chaleur amenait un accroissement excessivement vigoureux et rapide des plantes. Dans les quatre premières caisses les pieds d'Orge atteignaient une hauteur de 70 à 95 centimètres, et la plupart d'entre eux portaient un à six épis mûrs, sans compter quelques-uns pas encore tout développés. Ils pesaient 32, 134, 50 et 160 grammes respectifs. Dans les cinquième, sixième et septième caisses les pieds d'Avoine pesaient jusqu'à 59, 280 et 255 grammes respectifs. La recolte eut lieu le 9 août sans qu'*aucune trace de rouille n'eût jamais apparu dans aucune des sept caisses*.

d. *Pousses de Blé d'automne renfermées dans de longs tubes de verre, le printemps 1893.* — Dans le champ d'essais nous choisîmes, le 26 avril 1893, dans une parcelle portant du Blé d'automne de la variété de Horsford, sorte très disposée à la rouille jaune, dix pousses qui furent ensuite renfermées dans des tubes de verre, long de $1^m,25$ et larges de $2^{cm},5$, attachés avec des fils de métal à des tuteurs enfoncés en terre. Les tubes furent bouchés aux deux extrémités avec du coton pour empêcher la pénétration de matières

contagieuses. Sur le haut de chaque tube nous mîmes ensuite une petite chape de métal devant servir d'abri contre la pluie.

Au moment où les tubes furent placés dans le champ d'essais, les pousses avaient une longueur de 15 centimètres seulement. Elles portaient, chacune à elle, trois à quatre feuilles dont celle qui se trouvait le plus en bas commençait en général à devenir sèche. Le sommet de la feuille la plus longue parvenait à une hauteur de 8 à 14 centimètres au-dessus du sol. Tout près des tuteurs du premier et du huitième tube on attacha ensuite un filet en métal pour modérer ainsi l'ardeur du soleil.

Les pousses renfermées étaient un peu plus vigoureuses que celles qui croissaient en liberté autour des tubes dans la parcelle, mais la différence entre elles n'était pas bien considérable, surtout si l'on considère la grande inégalité à ce point de vue qui s'était montrée dans les essais précédents entre les plantes renfermées et celles poussant en plein air. Pendant cette année-là, qui fut très défavoblale à la rouille jaune (Eriksson et Henning, I, 171), *on ne vit jamais apparaître de rouille* dans les tubes. Sur les pieds de Blé poussant en liberté on en voyait très peu. Mais, en revanche, les plantes enfermées furent assez grièvement envahies par le blanc. C'est en partie à cause de cette maladie, et en partie à cause de ce que les tubes étroits que les plantes, dès la fin de juin même, commençaient à mourir presque toutes. Sur les pieds poussant en toute liberté dans la même parcelle il n'y avait point de rouille jaune avant le 7 juillet.

e. *Pieds de blé d'automne, élevés en caisses de cultures à ventilation, l'automne 1893.* — Les essais de cultures exécutés jusqu'ici en caisses spéciales avaient mis en évidence que les mesures prises pour régler les conditions de la température au dedans des caisses avaient été inefficaces. Les plantes n'avaient pas poussé d'une manière normale et l'on n'avait jamais vu aucune trace de rouille sur elles.

Afin de pouvoir mieux se rendre maître de ces conditions et en même temps gagner des résultats plus corrects, nous organisâmes, l'automne 1893, une série d'essais dans de basses caisses de cultures, placées de manière à former un cercle. La ventilation des caisses se faisait à l'aide d'un éventoir d'hélice mis en mouvement par la vapeur. Grâce à la photographie de la planche III on peut se faire une idée de l'organisation de ces essais. L'éventoir était ajusté à un large conduit duquel sortaient des conduits plus étroits, un pour chacune des caisses. L'air fut tiré à travers des caisses par succion vers le large conduit et devait, en entrant dans la caisse,

passer par les couches de coton qui se trouvaient dans les trois côtés de sa partie inférieure. Pour ces essais nous nous servîmes de blé d'automne de la variété de Michigan Bronce. La semence résultait d'épis de la récolte de l'année 1892, conservés jusque-là dans la grange. Après avoir ôté les grains des épis, nous les mîmes dans le laboratoire où ils furent laissés durant quelques jours. Ensuite, neuf grains de blé furent semés dans chacune des caisses ; dans les six premières l'ensemencement eut lieu le 29 août dans la soirée, dans les quatre caisses suivantes, le 4 septembre. L'éventoir fut mis en mouvement le 30 août dans la matinée.

Le plan détaillé se voit par la combinaison du tableau XXVII (p. 18) :

Tabl. XXVII. — **Essais de cultures isolées exécutés avec du Blé d'automne (Michigan Bronce) dans de basses caisses protectrices à ventilation.** (Automne 1893.)

Numéros des caisses.	Jour du début de l'essai.	État et traitement du sol.	État et traitement des semences.
1	29 août.	Sol arab. *non stérilisé.*	9 grains *ratatinés* à téleutospores (*Puccinia glumarum*).
2	—	S. vég. *téril.* pendant 3 h.	= nr. 1
3	—	Sol arab. *non stérilisé.*	9 grains *non ratatinés* sans téleutospores.
4	—	S. vég. *stéril.* pendant 3 h.	= nr. 3
5	—	S. vég. *stéril.* pendant 3 h.	Épi entier, *attaqué de Rouille*, résultant de la récolte de l'année 1892, et pris dans la grange.
6	—	S. vég. *stéril.* pendant 3 h.	9 grains *ratatinés* à téleutospores (*Puccinia glumarum*) ; les grains *désinfectés dans une étuve* à 48° pendant 3 heures.
7	29 août-8 sept.	S. vég. *stéril.* pendant 3 h.	9 grains *ratatinés* à téleutospores (*Puccinia glumarum*). Le 29 août les grains furent mis à germer sur du papier buvard blanc; le 4 sept., les *germes* longs de 5 à 10^{mm} et à racines de 10 à 20^{mm} de longueur furent placés dans la terre ; le même jour, à 10 h. du matin, les racines des plantes 1, 3, 7 et 9 furent *inoculées* avec de l'*Uredo glumarum* (résultant de Blé de Landreth de la face intérieure d'une gaine), montrant après 6 h. le 3e degré de germination, et après 23 h. le 4e degré. Le 5 sept., les plantes 2, 4, 5, 6 et 8, dont la première feuille à chacune était déjà sortie de la gaine, furent inoculées, à 11 h. 15 du matin, au sommet de la première feuille avec de l'*U. glumarum*. La matière contagieuse avait été refroidie dans de l'eau froide de +4° à +5° durant 2 h. 1/2 et montrait après 24 h. le 3e degré de germination. Les premiers jours, les plantes furent arrosées de temps à autre. Le 8 sept. elles furent mises dans la caisse protectrice.
8	4-13 sept.	S. vég. *stéril.* pendant 3 h.	9 grains *non ratatinés* sans téleutospores, trempés un peu dans de l'eau avant d'être mis pour germer, le 4 septembre. Le 10 septembre, où le sommet de la première feuille était de 5 à 10 millim. au-dessous de la gaine, le vase de culture fut sorti de la caisse et mis dans le laboratoire; le même jour, à 4 h. de l'après-midi, *les plantes* furent *inoculées* avec du *Puccinia glumarum* (résult. de Blé de Michigan Bronce poussant dans le champ de Céréales). Une partie de la matière contagieuse germait au bout d'un jour, l'autre partie au bout de deux jours. Dans toutes les plantes l'inoculation eut lieu sur la première feuille. Le 11 septembre, à 10 h. 30 du matin, toutes les feuilles de ces plantes furent inoculées de nouveau. Dans les plantes 1, 3, 7 et 9 les gaines furent aussi infestées. Les plantes furent arrosées jusqu'au 11 septembre à 7 h. 30 du soir, où la boîte fut mise dans la caisse.
9	4 sept.	S. vég. *stéril.* pendant 3 h.	9 grains *non ratatinés* (*sains?*) résultant d'épis qui ne montraient aucune trace de Rouille. (tabl. XXV, n° 8.)
10	—	S. vég. *stéril.* pendant 3 h.	= nr. 9

Pour comparaison, nous plaçâmes dans le jardin d'essais trois boîtes de bois découvertes et les remplîmes de la même espèce de terreau dont nous nous étions servi pour celle de la première caisse.

Dans la première de ces trois boîtes on mit neuf grains ratatinés [illegible] première caisse, dans la seconde boîte neuf grains non ratatinés [illegible] la troisième caisse et dans la troisième boîte enfin tout un épi rouillé [illegible] la cinquième caisse.

Les essais marchaient toujours à ventilation quotidienne, excepté les jours de pluie et de ciel couvert, et continuaient jusqu'au 23 octobre, ainsi durant un temps de cinquante-cinq jours. Quand le ciel n'était qu'à demi couvert, la ventilation produisait son effet, et la température dans les caisses était alors la même qu'en dehors d'elles. Mais, si le soleil était bien ardent, il y avait entre ces températures une différence qui variait de 2 à 6°. En elle-même, cette différence peut sembler de peu d'importance, mais en continuant à se produire durant plusieurs semaines, elle suffit pourtant pour amener un accroissement trop vigoureux et rapide des plantes, comme on pourra le voir par le tableau XXVIII ci-dessous, qui fait voir le grand luxe des plantes se manifestant dans les caisses et les boîtes diverses au moment où l'essai touchait à sa fin, c'est-à-dire le 23 octobre.

Tab. XXVIII. — Exubérance de pieds de Blé d'automne, élevés en caisses protectrices et en boîtes découvertes le 23 octobre 1893.

Numéros des caisses et des boîtes	Nombre des tiges de chaque plante	Longueur [illegible] de la plus grande pousse de chaque plante
		mm
Caisse 1	3 à 6	265 à 315
2	3 [illegible]	[illegible] [illegible]
3	3 [illegible]	[illegible] [illegible]
4	[illegible] 10	[illegible] [illegible]
5	[illegible]	[illegible]
6	1 [illegible]	[illegible] [illegible]
7	[illegible] [illegible]	[illegible] [illegible]
8	[illegible] [illegible]	[illegible] [illegible]
9	3 [illegible]	[illegible] [illegible]
10	1	[illegible] 100
Boîte 1	2 à 3	[illegible] [illegible]
2	[illegible]	[illegible] [illegible] [illegible]

Nous voyons ainsi que dans ces caisses les pieds devenaient deux à trois fois plus forts et grands que dans les boîtes découvertes. Dans celles-ci [illegible] avaient souffert un peu d'être cultivés en caisses

posées sur la surface du sol, et en outre ils avaient quelquefois manqué d'eau. Aussi étaient-ils beaucoup plus frêles que les plantes qui, ayant le même âge, avaient poussé en plein champ de la manière habituelle. Même en comparant la végétation des caisses avec les pieds de cette dernière catégorie il faut la considérer comme bien exubérante.

Le résultat de cette recherche comme de tous les essais de cultures isolées exécutées auparavant fut absolument négatif. *Dans aucune des caisses on ne pouvait découvrir de traces de rouille.* Il en fut ainsi dans les caisses où aucune matière contagieuse n'avait été introduite, comme dans les neuvième et dixième, où des grains, à coup sûr tous sains, avaient été semés dans un sol stérilisé, et dans la quatrième, avec une semence apparemment indemne dans un sol stérilisé. Il en fut encore ainsi dans la caisse où une contagion extérieure aurait bien pu avoir eu lieu, c'est-à-dire dans la troisième, où l'on avait semé des grains, à juger sur l'apparence tout indemnes, dans un sol non stérilisé pris d'un champ qui, année après année, avait porté des céréales fort rouillées. Mais ce qui est le plus curieux c'est qu'il n'y avait point de rouille dans les caisses où il y avait vraiment des matières contagieuses de telle ou telle espèce, comme dans la première caisse où des grains ratatinés avaient été semés dans une terre non stérilisée, dans les deuxième et sixième caisses, avec de tels grains semés dans un sol stérilisé, dans la cinquième où un épi entier, attaqué de rouille, avait été enfoui dans un sol stérilisé et enfin dans les septième et huitième caisses où poussaient, dans un sol stérilisé, de jeunes plantules dont les premières feuilles, spathes et racines avaient été inoculées ou bien avec de l'*Uredo glumarum* ou bien avec du *Puccinia glumarum*.

Ce qu'il n'apparaissait point de rouille dans les septième et huitième caisses — comme pendant les essais correspondants exécutés l'automne 1892 (tabl. XXV, n°ˢ 12 et 13) — c'est là une chose bien remarquable. Car, si l'origine de l'apparition des premières traces de la maladie sur une plante et de toutes les pustules qui y apparaissent ensuite est vraiment, comme on le croit en général, à chercher uniquement dans l'intervention de matières contagieuses du dehors, la maladie aurait bien dû apparaître dans ces deux caisses, surtout dans la septième où l'inoculation avait été exécutée avec de l'*Uredo glumarum*. La matière contagieuse qui résultait de blé d'automne avait fort bien germé et l'inoculation avait eu lieu dans de jeunes plantules toutes frêles sur les premières racines et feuilles et sur les spathes qui au début enveloppaient celles-ci —

ainsi sur les parties de la plante qui avaient atteint une telle phase de développement que la maladie aurait dû apparaître, si, après tout, une contagion pareille peut se produire. Il faut aussi se rappeler que pour une telle inoculation la durée de l'incubation n'est que de dix à quinze jours, comme d'autres essais l'ont déjà mis en évidence, et la chose étant ainsi, la maladie devrait avoir eu le temps d'apparaître pendant cette longue période de presque deux mois que duraient les cultures isolées. Or, que dans cette caisse il n'y eût point de rouille, c'est en même temps un fait qui s'accorde bien avec le peu de résultats positifs qu'ont donné en général les inoculations exécutées avec cette forme de rouille, chose signalée déjà dans ce qui précède (t. XIV, p. 58).

Les résultats négatifs dans la septième caisse et les résultats analogues reçus, l'automne précédent, dans la douzième, doit-on les considérer comme des preuves contre la contagion d'Uredo comme source de maladie ? En aucune manière ! De ce qui vient d'être dit on ne peut ni ne doit conclure autre chose que la grande difficulté qu'a la maladie de se propager de cette manière-ci, aussi bien quand il s'agit de petites plantules que lorsqu'il est question de pieds plus âgés, d'une structure certainement plus forte.

Il est plus facile d'expliquer l'absence de la maladie dans la huitième caisse où avait eu lieu une inoculation avec du *Puccinia glumarum*, car pour une telle inoculation il faut poser en fait un temps d'incubation bien plus considérable, s'élevant jusqu'à un ou deux mois. Il est bien naturel qu'une perturbation dans l'accroissement normal de la plante — comme par exemple cette exubérance peu naturelle qu'on remarque dans les plantes des caisses — exerce une influence disturbante sur le résultat de l'essai, et il faut présumer que plus le temps de l'incubation est long d'autant plus grande devient cette influence.

Si l'on ne peut pas ainsi regarder l'absence de la maladie dans les caisses n°s 1, 2, 3, 5, 6, 7 et 8, où il y avait des matières contagieuses sous une forme quelconque, comme une preuve péremptoire contre la possibilité d'une contagion extérieure, on ne doit pas non plus considérer un tel manque de rouille dans les caisses n°s 4, 9 et 10 où il n'y avait, à ce que nous savons du moins, aucune matière contagieuse, comme une preuve toute satisfaisante contre l'existence d'un germe interne de maladie dans la semence elle-même. On devrait attribuer le résultat négatif dans la septième caisse à l'indisposition évidente de la forme d'Uredo en question, de transmettre la maladie. Dans les autres caisses on pourrait expliquer les résultats négatifs par les imperfections au point de vue technique

qui, en dépit de la vive aération, ont été inhérentes à cette série d'essais même et qui ont amené un accroissement trop vigoureux et rapide des plantes — beaucoup plus vigoureux qu'il ne l'est jamais en plein champ. Dans la nature, la température et les autres conditions extérieures peuvent quelquefois exercer une action disturbante sur le développement normal. Ainsi l'apparition proleptique de la rouille — se produisant en général aux mois d'octobre et de novembre — est souvent, par l'influence de ces conditions, réduite à un minimum, même lorsqu'il s'agit du Blé le mieux disposé à cette forme de maladie, et il arrive même que la rouille n'apparaît jamais. La chose étant ainsi, il est bien probable que les anomalies, remarquées dans les caisses — anomalies bien plus considérables que jamais en état de liberté pendant une année des plus extrêmes même — puissent troubler tout le développement et exercer un effet disturbant sur le résultat définitif.

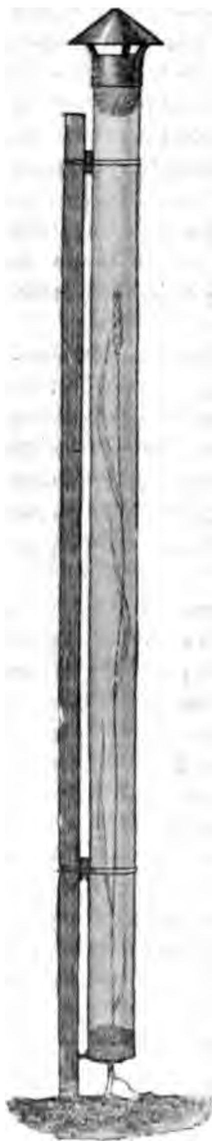


Fig. 5. — Tube de verre renfermant une pousse de Blé. En 1894.

f. *Pousses de Blé d'automne renfermées dans de longs et larges tubes de verre, de 1894 à 1899, et tout un pied de Blé d'automne, couvert d'une caisse de culture, le printemps 1894.* — Au commencement du printemps 1894, le 14 avril, avant qu'aucune trace de rouille n'eût paru dans une seule des parcelles du champ d'essais — le 1er mai même, on ne pouvait découvrir d'*Uredo glumarum* dans aucune parcelle de Blé — dix pousses de la variété de Michigan Bronce furent renfermées dans de longs et larges tubes de verre. Les pousses renfermées étaient toutes très petites, aucune d'elles ne surpassant encore la hauteur de 20 centimètres. L'arrangement de ces essais (fig. 5) était le même qu'en 1893 (t. XIV, p. 215) ; il faut seulement dire que dans les nouveaux essais les tubes étaient beaucoup plus larges. Ils avaient la longueur de 125 centimètres et la largeur intérieure de 5 centimètres. Cinq tubes furent placés dans une parcelle d'essai, les cinq autres

dans une autre parcelle portant toutes les deux la variété de Blé nommée plus haut. La semence résultait de la récolte fort rouillée de l'année 1892. Pour mettre les tubes à l'abri du soleil, on attacha au nord du tuteur — côté détourné du tube — un filet de métal de la même longueur que le tube. Par ce procédé et encore grâce aux plantes entourantes, croissant en liberté dans la parcelle, on réussit à modérer la chaleur en dedans des caisses de manière qu'elle ne surpassait la température extérieure que de 1° à 1°,5.

Dans quatre tubes les plantes mouraient dans l'espace de quelques semaines, et dans deux autres tubes on trouva, le 25 mai, que le coton qui en avait bouché l'extrémité supérieure avait été emporté par le vent; par conséquent ces deux tubes ne pouvaient pas être comptés. Il ne nous restait ainsi que quatre tubes, bouchés, durant tout le temps des observations, aux deux extrémités avec du coton. Dans ces quatre tubes les observations furent poursuivies jusqu'au 17 juillet, ainsi, somme toute, durant un temps de trois mois. Dans deux de ces quatre tubes les plantes étaient toutes frêles et dépérissaient évidemment. Dans ceux-ci il n'y avait point de rouille.

Dans les deux autres tubes (nos 8 et 9), il en fut ainsi que le montre le tableau XXIX (p. 24-26) :

Tabl. XXIX. — Développement de deux pousses de Blé de Michigan Bronce renfermées dans de larges tubes de verre, et intensité de la rouille sur elles.

(Printemps 1894.)

Jours des observations.	Tube N° 8. Développement de la plante et intensité de la rouille.	Degré d'intensité de la rouille.	Tube N° 9. Développement de la plante et intensité de la rouille.	Degré d'intensité de la rouille.
14 avril.	La pousse renfermée portant quatre feuilles; le haut de chacune des deux feuilles inférieures mort (les sommets de ces feuilles coupés); les deux autres feuilles restant indemnes et la plus longue d'entre elles (la dernière) parvenant à une hauteur de 15 centimètres au-dessus de l'extrémité inférieure du tube.	0	La pousse renfermée portant trois feuilles; le haut de la feuille inférieure mort (le sommet de cette feuille coupé); les deux autres feuilles restant indemnes, et la plus longue d'entre elles (la dernière) parvenant à une hauteur de 12cm,3 au-dessus de l'extrémité inférieure du tube.	0
1er mai.	Toutes les feuilles saines; le haut de chacune des trois feuilles supérieures vert; le sommet de la feuille la plus longue parvenant à une hauteur de 35cm,5 au-dessus de l'extrémité inférieure du tube.	0	Toutes les feuilles saines; le haut de chacune des trois feuilles supérieures vert; le sommet de la feuille la plus longue parvenant à une hauteur de 35cm,5 au-dessus de l'extrémité inférieure du tube.	0
25 mai.	Deux pousses dans le tube. *L'une* d'elles (la pousse principale), longue de 85 centimètres, portant cinq feuilles; la *première feuille* commençant à se faner; le haut de la *seconde feuille* jaune, et à la base du tiers supérieur de cette feuille, dans la marge, une tache de pustules de l'*Uredo glumarum*, longue de 10 millimètres, à triple rang de pustules. Les *trois dernières feuilles* (3 à 5) saines. *L'autre* (la pousse latérale), longue de 55 centimètres, portant trois feuilles; certaines parties de la *première feuille* en train de se flétrir, et dans la marge une petite *tache de pustules* de la forme de Rouille, nommée tout à l'heure; les pustules petites, 3 à 4 dans chaque rang. Les *deux dernières feuilles* (2 à 3) saines.	1	La feuille la plus longue de la pousse parvenant à une hauteur de 60 centimètres. Le haut de la seconde feuille commençant à devenir jaune; les autres feuilles vertes.	0
4 juin.	*La pousse principale*, longue de 101 centim. portant cinq feuilles; la *première feuille*	1 +	La feuille la plus longue de la pousse parvenant à une hauteur de 66 centimètres; les	0

JOURS des observations.	TUBE N° 8. DÉVELOPPEMENT de la plante et intensité de la rouille.	Degré d'intensité de la rouille.	TUBE N° 9. DÉVELOPPEMENT de la plante et intensité de la rouille.	Degré d'intensité de la rouille.
	presque fanée, mais indemne; de la Rouille dans le tiers supérieur de la *seconde feuille*, comme auparavant; la *troisième feuille* parvenant à une hauteur de 77 centimètres au-dessus de l'extrémité inférieure du tube, et au sommet du quart inférieur de cette feuille une *tache de pustules* longue de 2 centimètres; la *quatrième feuille* parvenant à une hauteur de 99 centimètres, et la *cinquième feuille* à une hauteur de 101 centimètres, toutes deux indemnes. *La pousse latérale* longue de 65 centimètres, portant quatre feuilles : la *première feuille* presque fanée, avec une *tache de pustules*, longue de 5 centimètres; au milieu de la *seconde feuille*, dans la marge, une *tache de pustules*, longue de 5 centimètres à peu près, à six ou sept rangs de pustules, occupant une troisième partie de toute la largeur de la feuille; la *troisième feuille* parvenant à une hauteur de 67 centimètres, et la *quatrième feuille* à une hauteur de 69 centimètres, toutes les deux indemnes.		autres feuilles ressemblant à celles de la pousse précédente.	
14 juin.	*La pousse principale*, longue de $1^{m},25$ portant cinq feuilles: la *première feuille* morte; la *seconde feuille* parvenant à une hauteur de 58 centimètres, le limbe long de 29 centimètres, portant une *tache de pustules* de la longueur de 2 centimètres, le haut de ce limbe mort; la *troisième feuille* parvenant à une hauteur de 77 centimètres, le limbe, long de 34 centimètres, portant *trois taches de pustules* : l'une longue de $5^{cm},5$ dans le tiers inférieur du limbe, à triple rang de pustules; l'autre, au milieu du limbe, longue de 1 centimètre, et la dernière dans la partie supérieure du limbe; le haut	2	Pousse longue de $75^{cm},5$, portant cinq feuilles; la *première feuille* parvenant à une hauteur de 28 centimètres; le limbe long de 11 centimètres, et à la base de cette feuille, tout près de la nervure du milieu, une *tache de l'Uredo glumarum* formée de six à sept rangs de pustules; la *seconde feuille*, parvenant à une hauteur de 53 centimètres, le limbe, long de $27^{cm},5$, portant trois *taches de pustules* de la forme de Rouille nommée tout à l'heure, toutes trois dans le tiers central du limbe; l'une, longue de $4^{cm},5$, dans la marge droite, formée de deux rangs de pustules; l'autre, dans la	2

JOURS des observations.	TUBE N° 8. DÉVELOPPEMENT de la plante et intensité de la rouille.	Degré d'intensité de la rouille.	TUBE N° 9. DÉVELOPPEMENT de la plante et intensité de la rouille.	Degré d'intensité de la rouille.
	de ce limbe en train de mourir. *La pousse latérale*, longue de 87 centimètres, portant quatre feuilles : la *première feuille* presque morte ; la *seconde feuille* parvenant à une hauteur de 52 centimètres, le limbe, long de 29cm,5, portant la *tache de pustules* point changée ; la *troisième feuille* parvenant à une hauteur de 67 centimètres, le limbe long de 27 centimètres ; dans le tiers inférieur de cette feuille *une tache de pustules* longue de 5 centimètres, se trouvant toute dans la marge, formée de deux rangs de pustules ; le sommet de la même feuille occupé tout entier par *une tache de pustules* longue de 1 centimètre.		marge gauche, longue de 2cm,5 et formée de trois à quatre rangs de pustules, et la dernière longue de 3 centimètres, à gauche de la nervure du milieu, composée de six à sept rangées de pustules ; la *troisième feuille* parvenant à une hauteur de 6 centimètres, le limbe, long de 27cm,5, portant *deux taches de pustules* ; l'une formée de deux à trois rangs de pustules, située dans le tiers central du limbe, tout à fait dans la marge gauche, et l'autre, longue de 5 centimètres, tout en haut du limbe, dans la moitié gauche ; la *quatrième feuille* parvenant à une hauteur de 78 centimètres, le limbe long de 23cm,5, portant une *tache de pustules* longue de 4 centimètres, située au sommet du limbe et l'occupant dans presque toute sa longueur ; la *cinquième feuille* parvenant à une hauteur de 75cm,5, saine.	
23 juin.	*Pousse principale :* La première feuille morte. La seconde — .... La troisième — .... La quatrième — .... La cinquième — .... *Pousse latérale :* La première feuille morte. La 2e feuille morte en haut.... La troisième feuille.......... La quatrième —	 1 2 1 1 2 2 1	La première feuille en train de mourir. La seconde feuille en train de mourir.................... La troisième feuille.......... La quatrième — .... La cinquième —	 3 2 1 2
16 juill.	Les plantes sorties du tube. La *pousse principale* portant du *P. glumarum* sur les seconde et troisième gaines à compter d'en bas, les autres gaines restant saines. Epi indemne.	3	Les plantes sorties du tube. La pousse portant du *Puccinia glumarum* sur la seconde gaine à compter d'en bas, et encore sur plusieurs limbes. Epi indemne.	3

Sur les pieds de Blé, poussant en liberté dans la parcelle, autour des tubes, la rouille jaune s'était pourtant développée beaucoup plus rapidement et plus vigoureusement, comme on pourra le voir par la comparaison entre l'intensité de la rouille dans ces deux cas, représentée ci-dessous :

	DEGRÉS DE L'INTENSITÉ DE LA ROUILLE						
	SUR LES POUSSES RENFERMÉES DANS LE				SUR LES PIEDS POUSSANT EN LIBERTÉ		
	Tube n° 8 sur		Tube n° 9 sur		Sur		
	Feuilles (*Uredo*).	Chaumes (*Puccinia*).	Feuilles (*Uredo*).	Chaumes (*Puccinia*).	Feuilles (*Uredo*).	Chaumes (*Puccinia*).	Epis (*Uredo* et *Puccinia*).
1er mai.......	0	0	0	0	0	.	.
27 mai.......	1	0	0	0	1	.	.
4 juin......	1	0	0	0	2	0	.
14 —	2	0	2	0	3	0	0
23 —	2	1	2	1	4	1	0
16 juillet.....	2	1	3	1	4	2	3

Excepté les dix tubes dont nous venons de donner la description et qui avaient été mis dehors le 14 avril, nous mîmes encore un tube, tout pareil, dans la parcelle où se trouvaient les 8e et 9e tubes, mais nous le fîmes vingt-sept jours plus tard, le 11 mai, au moment où les premières traces de l'*Uredo glumarum* commençaient à apparaître dans cette parcelle, sur quelques-unes des feuilles. La pousse qui se trouvait dans ce tube était, au moment où nous l'y renfermâmes, toute saine et restait encore le 25 mai, c'est-à-dire treize jours plus tard, entièrement indemne. Ce ne fut que le 4 juin, ainsi au bout de vingt-quatre jours, qu'on y vit apparaître de la rouille. La dernière feuille était alors morte. Sur la seconde feuille il y avait six taches de pustules assez remarquables, et sur la troisième feuille tout d'abord une longue tache de pustules, tout en bas, dans la marge, encore plusieurs taches pareilles au milieu du limbe, et enfi. une grande tache occupant le quart extérieur du limbe tout entier. Les quatrième, cinquième et sixième feuilles ne montraient point de rouille. Le 14 juin, ainsi dix jours plus tard, la quatrième feuille même était envahie de rouille.

Dans le même principe — éloignement de matières contagieuses de pousses croissant en plein champ — encore un autre essai fut organisé pendant l'été 1894. Le même jour qu'avaient commencé dans deux parcelles d'essais portant du Blé de Michigan Bronce, les essais en tubes dont nous avons parlé tout à l'heure, c'est-à-dire le 14 avril, nous choisîmes dans une troisième parcelle, ensemencée de la même sorte de Blé, une grande motte à pousses très vigoureuses. Cette motte fut couverte tout entière d'une haute caisse protectrice bien étroite, de la construction signalée à la page 13 (fig. 4). Au moment où elle fut mise dehors, les plus longues des feuilles parvenaient à une hauteur, au-dessus de la terre, de 20 centimètres à peu près. Après seize jours, le 1er mai, on trouvait, comme on l'avait fait toujours, que les plantes renfermées avaient poussé

plus vigoureusement et plus rapidement que celles croissant en liberté dans la parcelle. Encore plus grande devient cette différence entre les deux catégories de plantes, lorsque nous arrivons au 4 juin, date où cinquante jours s'étaient écoulés après celui où la caisse avait été mise dans la parcelle. Ce jour-ci, les pousses les plus longues des plantes renfermées avaient atteint une longueur d'environ 1^{m},30, tandis que dans la parcelle, les pousses les plus grandes n'étaient longues que de 90 centimètres.

Ledit jour, le 4 juin, les pousses renfermées étaient encore indemnes, mais celles qui croissaient en liberté commençaient à montrer des traces de rouille sur quelques-unes des feuilles. Le 14 juin, ainsi au juste deux mois après le jour où l'on avait mis la caisse dehors, il y avait pourtant *de la rouille sur trois pousses de la plante renfermée* même. L'une de ces pousses portait sur la troisième feuille, dont le limbe sortait à une hauteur de 65 centimètres au-dessus du sol, une tâche de pustules, longue de 4 centimètres à peu près et formée de 3 à 4 rangs de pustules. Sur la quatrième feuille de l'autre pousse — le limbe sortant à 80 centimètres au-dessus de la terre — il y avait une tache, longue de 1 centimètre et formée d'un seul rang de pustules. Sur la cinquième feuille, dont le limbe sortait à 1^{m},22 au-dessus du sol, il y avait aussi une tache de pustules, longue de 1 centimètre. La dernière pousse, enfin, montrait une tache de pustules, de la longueur de 1 centimètre, sur la cinquième feuille, dont le limbe sortait à 1^{m},21 au-dessus de la terre.

Au bout de neuf jours encore, le 23 juin, il y avait de la rouille sur douze feuilles, au moins, dont la plupart se trouvaient au haut de la caisse. Ce jour même, la maladie avait atteint, dans la parcelle autour de la caisse, son maximum d'extension (degré 4).

Des essais, ressemblant à ceux-ci, mais exécutés avec des pousses de Blé croissant dans de larges tubes de verre placés dans le champ cultivé, et bouchés aux deux extrémités avec du coton, eurent aussi lieu pendant *les années 1895, 1896 et 1897.*

En 1895, nous mîmes ainsi dehors, le 23 avril, cinq tubes avec des pousses de Blé de Horsford et, le 20 mai, cinq tubes renfermant des pousses de Seigle de Walkobacker, *et l'année suivante*, le 8 mai, cinq tubes avec des pousses de Blé de Horsford. Aucune de ces deux années, *on ne voyait* pourtant *les moindres traces* d'une espèce *de rouille* quelconque sur une seule des pousses renfermées. La cause en est certainement à chercher dans les circonstances très défavorables au développement de la rouille jaune qui se produisaient pendant ces deux années-là, années qu'au Champ d'Expériences on pouvait même signaler comme « années non rouillées » (Eriksson

et Henning, I, 171), tandis qu'on devait regarder l'année 1894 comme très favorable à cette maladie, ou, pour ainsi dire, comme une « année de rouille jaune ». La différence à ce point de vue entre les trois années en question ressort le mieux du tableau XXX, qui montre l'intensité de la rouille jaune, dès le 15 mai jusqu'au 1er juillet, dans deux des espèces de Blé d'automne les plus disposées à la rouille jaune.

TABL. XXX. — **Développement inégal de la rouille jaune, de 1894 à 1896, sur deux espèces de Blé d'automne, les Blés de Michigan Bronce et de Horsford.**

SORTES DE BLÉ.	ANNÉES.	NOMBRE des parcelles d'essai.	DEGRÉS DE L'INTENSITÉ DE LA ROUILLE. 15 mai.	1er juin.	15 juin.	1er juil.
Blé de Michigan Bronce............	1894	1	1	2	3	4
— —	—	1	1	1	3	4
— —	—	2	1	1	2	4
— —	—	1	1	1	2	3
— —	—	1	0	0	2	3
— —	—	1	0	0	1	3
— —	1895	1	0	0	1	2
— —	—	1	0	0	0	1
— —	1896	3	0	0	1	3
Blé de Horsford....................	1894	2	1	2	3	4
— —	—	1	1	1	3	4
— —	—	2	1	1	2	4
— —	—	2	0	1	2	4
— —	—	1	0	1	2	3
— —	1895	1	0	1	1	2
— —	—	1	0	0	1	1
— —	—	2	0	0	0	1
— —	1896	2	0	0	1	3

En 1895, les circonstances ont été tout aussi défavorables au développement de la rouille noire sur le Seigle. Dans la parcelle où étaient mis les tubes avec les pousses de Seigle, les pieds se tenaient indemnes, même aussi tard que le 15 juillet, et, avant le 19 de ce mois, il n'y avait point de rouille noire dans aucune des sept parcelles de Seigle du champ d'essai.

L'année 1897, au contraire, fut très favorable à la rouille jaune, qui atteignait alors, dès la mi-juin même, dans la plupart des parcelles portant des espèces de Blé d'automne, bien disposées à cette forme de maladie, le second degré et, dès la fin de ce mois, les troisième et quatrième degrés d'intensité. Par conséquent, les essais exécutés en tubes pendant cette année-là, donnaient de bien meil-

leurs résultats. Le 5 mai, on avait placé dehors cinq tubes contenant des pousses de Blé de Horsford, et dans trois d'entre eux — dans deux tubes les pousses dépérirent — *la rouille apparaissait en assez grande abondance* et de la même manière à peu près, que pendant les essais pareils faits en 1894, décrits en détail dans ce qui précède. A la fin de l'essai, c'est-à-dire au milieu du mois de juillet, l'intensité de la rouille dans ces trois tubes fut fixée au degré 2. En ce moment-ci, la rouille avait atteint, sur les plantes poussant en toute liberté dans la parcelle, le maximum de son développement (degré 4).

Les résultats de ces essais en tubes, exécutés pendant les années 1894 et 1897, viennent à l'appui de l'opinion que, dans ce travail, nous cherchons toujours à faire valoir, c'est-à-dire celle que l'origine de l'apparition de la maladie ne peut pas toujours être attribuée à une intervention des matières contagieuses du dehors.

Dans ces essais, il est absolument impossible d'attribuer l'apparition de la maladie à une contagion extérieure, ayant eu lieu au printemps, car — une telle contagion d'où serait-elle provenue ? Le fait est qu'au moment où les tubes furent placés dehors, on ne pouvait découvrir, dans aucune des parcelles du champ, une seule pustule de rouille jaune qui eût pu transmettre la maladie. Supposer qu'il y aurait encore des urédospores vivaces, résultant de l'année passée, et que ces spores auraient été le foyer de la contagion, voilà ce qui serait absurde, car ce champignon n'a jamais sous la forme d'urédospores — aux environs de Stockholm au moins — de vitalité après qu'il a passé l'hiver, chose que des essais assez vastes, exécutés plus tôt, ont mis en évidence (Eriksson et Henning, I, 153 etc.). Si l'origine de la maladie était dans ces spores-ci, la rouille aurait du reste dû apparaître avant que quarante et un jours se fussent écoulés, puisque le temps d'incubation que demande une telle inoculation ne s'élève qu'à environ dix jours.

Pour expliquer l'apparition de la rouille sur les pousses de Blé renfermées, il ne nous reste que deux ressources. Ou bien l'origine de la maladie est provenue d'une contamination extérieure s'étant produite l'automne précédent, au moyen de téleutospores germantes. Il est à remarquer que les téleutospores de la rouille jaune du Blé germent en général pendant le mois de septembre, c'est-à-dire en même temps que le Blé d'automne commence à lever, et le fait que le Blé lève et les téleutospores germent simultanément, ne peut guère être considéré comme un hasard insignifiant. Au contraire, on a bien lieu de soupçonner qu'une contagion, se produisant de cette

façon-ci, est capable de transmettre la maladie au Blé, en ce moment-ci en général tout tendre et par conséquent, à ce qu'on en peut préjuger, le mieux disposé à une contamination extérieure. Ce qui vient encore, bien puissamment, à l'appui d'un tel soupçon, c'est le fait que, sous cette supposition seulement, le champignon peut tirer du profit de ses téleutospores, puisque celles-ci aident alors, pour leur part, à assurer l'existence de l'espèce. Car de cette espèce de champignon on ne connaît pas d'aecidium, et il n'existe, aux environs du Champ d'Expériences, aucun aecidium qui puisse avoir rapport à ce champignon, d'où vient qu'on doit, sans doute, le regarder comme homoïque. Or, si les téleutospores n'étaient pas non plus capables de transmettre la maladie directement au Blé, tout le développement de cette forme de spores ne servirait à rien, ce qui ne peut pas être probable, surtout comme il y a souvent des téleutospores en abondance excessivement grande.

Ou bien enfin, l'apparition de la rouille sur ces pousses de Blé, renfermées en tubes, est à attribuer à un germe de maladie dans la semence, hérité de la plante mère et donnant, au bout d'un certain temps de maturation, naissance à la maladie.

Par lequel de ses deux chemins — contamination des plantes à l'arrière-saison au moyen de téleutospores ou germe intérieur de maladie dans la semence — le champignon est-il entré dans la plante ? On ne peut acquérir aucune certitude là-dessus par des essais, organisés de telle manière que l'ont été ceux dont nous venons de parler. La seule chose que l'on puisse affirmer c'est que — indépendamment de l'origine de la rouille — l'apparition de la maladie a toujours été précédée par un temps d'incubation fort considérable, et dans la constatation de ce fait il faut toujours voir un résultat de grand poids gagné par ces essais de cultures en tubes.

Les résultats obtenus ont pourtant montré qu'il faut des efforts continus, c'est-à-dire des essais de cultures isolées réitérés, pour apprendre laquelle de ces suppositions est justifiée, si elles ne le sont pas peut-être toutes deux.

g. *Pieds d'Orge élevés en caisses de cultures, l'été 1894.* — Au printemps 1894, on plaça, dans le champ d'essais, deux caisses de cultures isolées. L'une d'elles était haute, carrée et de la même construction que celles employées auparavant (à comparer plus haut, p. 13, fig. 4). La seule différence consistait en ce que la couche de coton supérieure n'était pas placée dans de petits ventilateurs séparés, en haut des quatre parois ; il y avait, au contraire, une seule couche de coton continue, bouchant l'extrémité supérieure

tout entière. Cette couche de coton se trouvait entre de doubles filets de métal, et, quelques pouces au-dessus du bord supérieur de la caisse, il y avait une chape de métal toute ronde, devant servir d'abri contre la pluie.

L'autre caisse se composait d'un cylindre en verre, ouvert aux deux extrémités, haut de 50 centimètres et large de 25 centimètres. Le bout inférieur de ce cylindre entrait dans une mortaise pratiquée dans le socle rond de métal sur lequel reposait le cylindre. Tout autour du socle, il y avait un cylindre de ventilation, formé de doubles filets de métal, l'espace intermédiaire, large de quelques pouces, étant rempli de coton. Une plaque de tôle mettait le ventilateur à l'abri de la pluie. L'autre ventilateur, c'est-à-dire celui qui se trouvait au haut de la caisse, se composait d'une couche de coton reposant sur un filet de métal et bouchant entièrement l'extrémité du cylindre. Tout en haut, il y avait enfin une chape de métal devant servir d'abri contre la pluie. La figure 6, ci-contre, nous montre la caisse, et la figure 7 son diagramme.

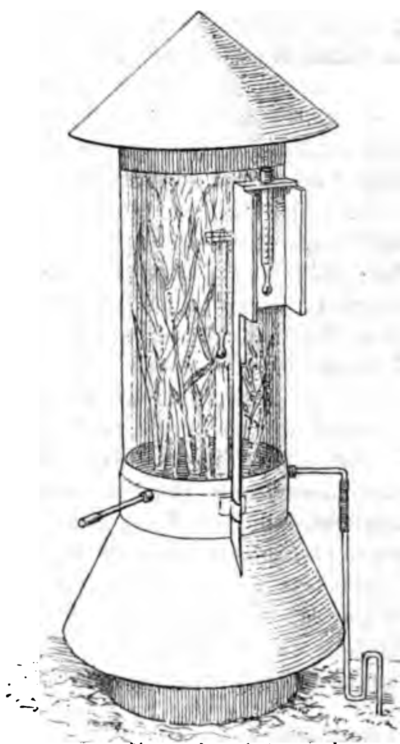
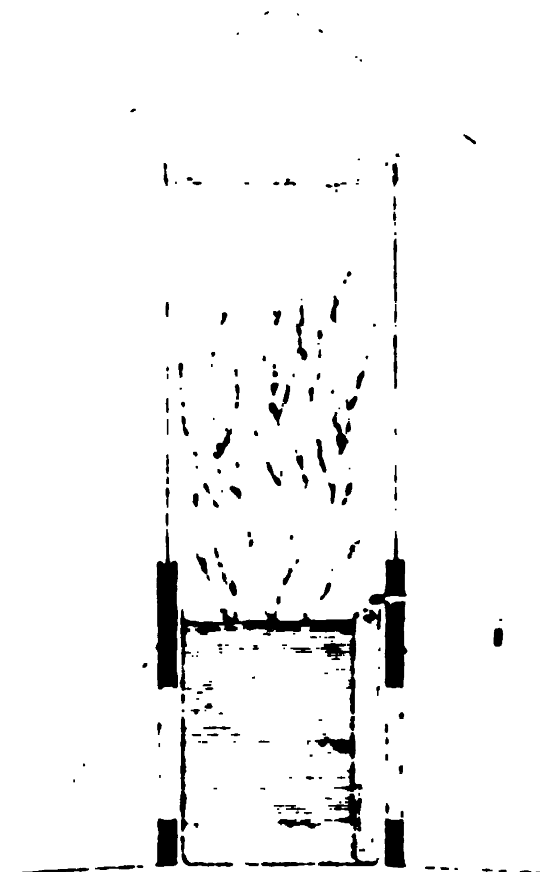


Fig. 6. — Caisse de culture isolée, basse et ronde. En 1894 (1/11).

Dans toutes les deux caisses fut placé un cylindre en métal, haut de 35 centimètres et large de 22 centimètres, rempli de terreau privé de tout germe par une stérilisation préalable à la vapeur, ayant duré cinq heures. Pour l'arrosement de la terre, on se servait d'un tube de laiton, placé dans l'un des côtés du socle. De ce tube, un peu courbé, la partie en dedans de la caisse aboutissait en une passoire, tandis que l'autre bout était couvert d'une calotte en caoutchouc, comme pendant les essais de cultures isolées, exécutés en 1892 et en 1893 (1)

(1) Dans les essais de 1894 on n'avait pas encore, à l'un des côtés de la

Dans chacune des deux caisses, on avait semé, de la récolte de 1892, sept graines ratatinées de l'*Hordeum vulgare* var. *cornutum*,



[illegible]

[illegible] Le 11 mai les caisses furent [illegible]

[illegible] représentée dans la figure [illegible]

[illegible] ci-après, au contraire, le vase était rempli de terre jusqu'au fond

Dans la grande caisse carrée, les plantes étaient surtout vigoureuses. Le 22 juin même, elles y avaient gagné des dimensions véritablement gigantesques et étaient parvenues à une hauteur de 65 centimètres. Dans la petite caisse ronde, l'accroissement des pieds fut bien moins vigoureux et, le jour nommé tout à l'heure, la végétation n'y avait pas atteint une hauteur de plus de 25 centimètres. En ce moment-là, les plantes étaient parfaitement indemnes dans toutes les deux caisses.

Les essais furent poursuivis durant quatre-vingt-huit jours, c'est-à-dire jusqu'au 7 août, où l'on démonta les caisses pièce à pièce. En observant minutieusement les plantes récoltées au dedans d'elles, nous n'avons remarqué, dans la grande caisse carrée, aucune rouille sur un seul pied. *Dans la petite caisse ronde*, il n'en fut pas ainsi. En ce cas, deux pailles, résultant de *deux pieds différents, portaient* ainsi, chacune sur une feuille, *des pustules de l'Uredo glumarum et une autre paille montrait*, sur l'un de ses entre-nœuds, *une pustule de l'Uredo graminis.*

L'une de ces pailles, envahies par la rouille jaune, avait une longueur de 58 centimètres, à compter de la base jusqu'au sommet de l'épi. La première feuille était fanée et ne portait aucune trace de rouille. Sur la deuxième feuille, dont le limbe, long de 8 centimètres, sortait à 22 centimètres au-dessus de la surface de la terre, remplissant le vase où poussait la plante, il y avait une tache de pustules, longue de 10 millimètres et formée de quatre à cinq rangées de pustules. La troisième feuille, le limbe, long de 11 centimètres et sortant à 44 centimètres au-dessus du sol, était indemne.

Regardons maintenant la seconde de ces deux pailles, portant de la rouille jaune. La feuille qui se trouvait le plus en haut parvenait ici à une hauteur de 75 centimètres au-dessus de la terre. La première feuille était toute sèche, la deuxième feuille en partie morte et la troisième feuille, dont la gaine était longue de 29 centimètres et le limbe long de 26 centimètres, toute verte. Sur aucune de ces trois feuilles, il n'y avait de rouille. Sur la quatrième feuille, dont le limbe était d'une longueur de 21 centimètres et sortait à 54 centimètres au-dessus de la terre, il y avait enfin une tache de pustules, longue de 3 centimètres et constituée de deux à trois rangées de pustules.

La paille où se trouvait la pustule de rouille noire avait la première feuille morte, la deuxième presque morte, la troisième en partie verte, et la quatrième enfin, dont le haut était à 64 centimètres au-dessus de la terre, presque entièrement verte. La pustule, qui était d'une longueur de 3 millimètres, était située vers le haut

du troisième entre-nœud, à 30cm,5 au-dessus de la surface de la terre, et le bout supérieur en était à 7 millimètres au-dessous de l'entre-nœud suivant.

Enfin — *après trois années d'essais* — nous avions ainsi obtenu des résultats qui parlaient en faveur de cette opinion, amenée par les nombreuses observations faites en plein champ, opinion disant que l'origine de la rouille peut aussi être interne. Il est vrai, pourtant, que les résultats obtenus n'étaient pas aussi abondants qu'on aurait pu le désirer, et, en tout cas, beaucoup plus rares qu'ils ne le sont en général en plein champ, mais on n'aurait pas pu espérer mieux, la méthode de culture laissant beaucoup à désirer, à plus d'un titre. Tels qu'ils étaient, les résultats obtenus constituaient pourtant un encouragement puissant à poursuivre les recherches.

h. *Pieds de Blé d'automne, élevés en caisses de cultures, l'automne 1894.* — Excepté les essais de l'été 1894, dont nous venons de parler, nous avons organisé, à l'arrière-saison de la même année, quelques essais de cultures isolées avec deux variétés de Blé d'automne, les Blés de Michigan Bronce et de Squarehead.

Ces essais se firent dans de basses caisses carrées, ressemblant à celles employées pendant l'automne 1892 (comparer plus haut, p. 8, fig. 3). Ce n'est qu'au sujet des vases de culture et de l'arrosement qu'il y a une certaine différence. Les vases étaient ainsi, en ce cas, de zinc, avaient une forme cylindrique et étaient hauts de 35 centimètres et larges de 22 centimètres. Tout au fond de ce cylindre, on avait mis des morceaux de silex ayant la grosseur de petits pois (comparer plus haut, p. 33, fig. 7). Avant de les y mettre, on avait soufflé ces morceaux de silex avec la flamme d'un chalumeau, et on avait, en outre, fait subir le même traitement au pourtour intérieur du cylindre, pour tuer ainsi les spores et les autres matières contagieuses qui pourraient s'y trouver. Dans chacun des cylindres était placé un tube de verre, large de 3 centimètres, et ayant la même longueur que le cylindre. Dans l'un de ces tubes, nous mîmes ensuite un siphon consistant en un tuyau de plomb recourbé, à 5 millimètres de diamètre intérieur. Dans le bout le plus court de ce tuyau, on avait pratiqué un trou d'écoulement qui se trouvait à 4cm,5 au-dessus du fond du vase (comparer la page et la figure auxquelles nous avons renvoyé tout à l'heure). Au bout supérieur du tube de plomb, on avait ajusté, au moyen d'un boyau de caoutchouc, un tube de verre recourbé, se trouvant tout entier en dehors de la caisse. Dans la couche de silex, l'eau pouvait, grâce à cet arrangement, se maintenir au même niveau (4cm,5). Il arrivait pourtant que l'arrosement faisait monter l'eau au-dessus du petit trou, nommé tout à l'heure.

Ce qui en était de trop s'écoulait alors par le bout libre du tube de verre jusqu'à ce que l'eau eût repris son niveau fondamental de 4^{cm},5.

Les caisses étaient au nombre de quatre. Sur les autres détails, le tableau XXXI, ci-dessous, jette de la lumière.

Tabl. XXXI. — **Essais de cultures isolées, exécutés avec du Blé d'automne (Michigan Bronce et Squarehead) dans de basses caisses protectrices.**

(Automne 1894.)

Numéros des caisses.	Jour du début de l'essai.	État et traitement du sol.	État et traitement des semences.
1	7 juillet.	Sol *stérilisé* pendant 3 heures.	5 grains *ratatinés* à téleutospores (*Puccinia glumarum*), résultant d'épis rouillés de la variété de Michigan Bronce récoltés en 1892 et conservés ensuite dans la grange dès le 18 août 1892 jusqu'au 6 septembre 1894.
2	—	—	5 grains *non ratatinés (sains?)*, résultant d'épis indemnes de la variété de *Michigan Bronce* récoltés en 1893; les grains conservés, comme moisson battue, dans la grange jusqu'au 7 septembre 1894.
3	—	—	5 grains *non ratatinés* de la variété de *Squarehead*, récoltés en 1892; les grains conservés, comme moisson battue, dans la grange dès le 26 août 1892 jusqu'au 6 septembre 1894.
4	6-13 sept.	—	Le 6 septembre, 5 grains *non ratatinés* de la variété de *Squarehad* (= nr. 3) mis dans le laboratoire sur du papier buvard tout blanc et propre pour y germer. Le 10 septembre, les cinq germes furent enfouis chacun dans un petit trou dans la terre. En ce moment-ci chacun d'eux portait trois racines longues de 10 à 15 millimètres, et la tigelle de chaque germe avait la longueur de 5 millimètres; tout *autour des tigelles, des racines et des grains*, on mit ensuite du *Puccinia glumarum* (résultant de Blé de Michigan Bronce), montrant le quatrième degré de germination. L'eau fut tirée de la coupe de germination à l'aide d'une pipette et versée ensuite sur les germes. Enfin, la terre fut mise là-dessus. Durant les premiers jours l'air était humide, grâce à l'arrosement, et les plantes étaient couvertes d'une cloche de verre. Le 12 septembre, à 8 h. 30 du matin, chacune des trois premières plantes dont la tigelle, à chacune, était maintenant longue de 10 millimètres, et dont la première feuille commençait à apparaître, fut inoculée de nouveau, tout le long de la gaine et au sommet, avec du *Puccinia glumarum*, montrant le quatrième degré de germination; ensuite les plantes furent couvertes d'une cloche de verre. Le vase se trouvait toujours dans l'intérieur de la serre, dans la fenêtre donnant sur l'ouest. Le 13 septembre le vase fut placé dans la caisse.

Comme toujours, les plantes poussaient dans les caisses, et cela surtout dans la quatrième, beaucoup plus rapidement et plus vigoureusement qu'en plein champ, et aucune fois, en les observant, *on n'a pu y observer les moindres traces de rouille.* Le 14 novembre, on démonta les caisses et trouva toutes les plantes, au dedans d'elles, entièrement indemnes.

1. *Pieds d'Orge, d'Avoine et de Chiendent, élevés en caisses de cultures à doubles parois de verre, l'espace intermédiaire étant rempli par un courant d'eau froide, l'été 1895.* — Les essais de cultures isolées exécutés pendant l'automne 1893, avaient mis en évidence qu'un éventoir d'hélice, mis en mouvement par la vapeur, ne suffit pas à modérer la température jusqu'à la rendre analogue à celle régnant au dehors des caisses. Pour empêcher l'accroissement trop exubérant des plantes qu'avait amené cette différence de température, nous avons jugé nécessaire de suivre désormais un autre chemin pour gagner le résultat voulu. L'automne 1894, nous avons aussi fait le dernier essayage d'une caisse récemment construite et ressemblant esentiellement aux basses caisses carrées employées auparavant; la seule différence consistait en ce que les trois parois qui devaient donner sur l'est, le sud et l'ouest — côtés exposés au soleil — avaient des doubles parois de verre. Les caisses étaient de bois, et au moyen de tasseaux de bois attachés à vis, on avait fait entrer les carreaux dans des mortaises revêties de caoutchouc. L'espace entre les doubles parois de verre était rempli par un courant d'eau froide. Le dernier essayage nous avait appris que, même lorsque le soleil donne à plomb sur la caisse, le courant d'eau froide est capable de modérer la température jusqu'à la rendre la même en dedans de la caisse qu'en dehors d'elle, et qu'il peut même, quand le cours de l'eau est bien rapide, nous procurer une température intérieure plus basse que la température extérieure. Par conséquent, nous nous sommes décidés à nous servir de cette méthode, au printemps suivant, et avons ainsi fait construire, pendant l'hiver, quatre caisses pareilles.

Les essais commencèrent le 13 mai 1895, les quatre caisses étant placées dans le jardin d'essais, ainsi que le montre la photographie ci-après (Pl. IV). Les quatre caisses formaient un carré dont le milieu était occupé par un pieu enfoncé en terre et soutenant un petit réservoir d'eau. De la partie supérieure de ce réservoir sortaient quatre tubes de laiton, un pour chacune des caisses. Les bouts inférieurs de ces tubes étaient introduits dans l'espace entre les doubles parois de la caisse. D'en bas de ce réservoir sortait encore, tout en montant un peu, un tube de laiton plus large, communiquant, par

l'intermédiaire d'un boyau de caoutchouc, avec un tonneau placé dans la serre voisine. Ce tonneau était rempli d'eau froide sur laquelle nageaient encore des morceaux de glace. A mesure que l'eau contenue dans ce tonneau affluait aux caisses, ce qui y était déjà s'en allait par des voies d'écoulement se déchargeant dans une rigole communiquant avec un tonneau enfoncé en terre, au dehors de la maison. Ce dernier tonneau se vidait à l'aide d'une pompe, et l'eau s'en écoulait vers le tonneau réfrigérant. Grâce à cet arrangement, on avait ainsi toujours, entre les verres, un courant d'eau froide. La rapidité du courant se réglait, selon les exigences, au moyen d'une pince mise sur le boyau de caoutchouc par lequel l'eau découlait du large tube de laiton vers le tonneau réfrigérant. Grâce à cette pince, on pouvait aussi arrêter le courant tout à fait, et c'est ce qu'on faisait toujours le soir. Plus le cours de l'eau était rapide, d'autant plus grand fut l'abaissement de la température, mais en même temps, il fallait aussi pomper plus souvent et apporter plus de glace. Dans les côtés des caisses qui étaient tournés vers le sud, on avait pratiqué des trous par lesquels l'eau qui se trouvait entre les verres pouvait s'en aller, si cela était nécessaire.

Les vases dans lesquels se faisaient les cultures et les autres arrangements étaient pareils à ceux des essais de cultures isolées, organisés pendant l'été 1894 (comparer plus haut, p. 33, fig. 7). Quant à l'état et au traitement des semences et du sol, voyez le tableau XXXII, ci-contre.

Tout travail préparatoire se faisait, comme en général en de tels cas, dans le laboratoire, et à mesure que les vases furent prêts, on les mit dans leurs caisses spéciales. Au commencement, celles-ci étaient couvertes de tapis de paille. Le 18 mai enfin — lorsque toutes les caisses étaient prêtes — les tapis furent enlevés et l'on commençait à y mener de l'eau et on continuait, jusqu'au 29 juin, c'est-à-dire durant un temps de six semaines. Après cette date-ci on dressa des persiennes qui, au défaut d'eau, devaient modérer la chaleur. Dans l'une des caisses on avait accroché un thermomètre et au dehors de la même caisse encore un thermomètre, collationnés avant d'y être placés. Les températures furent observées et notées une à deux fois par heure durant toute la période que marchaient les essais.

Nous avons trouvé que la température au dedans des caisses était en général, grâce au refroidissement, au niveau de la température extérieure. Souvent nous avons même remarqué une température intérieure de 1 à 2°, quelquefois de 3 à 4°, plus basse que la température extérieure. Ce n'est que très rarement — c'est-à-dire si l'on n'avait pas renouvelé la glace ou fait aller la pompe assez sou-

TABL. XXXII. — **Essais de cultures isolées, exécutés avec de l'Orge, de l'Avoine et du Chiendent, dans de basses caisses protectrices, rafraîchies par un courant d'eau froide.**

(Été 1895.)

NUMÉROS des caisses.	JOUR du début de l'essai.	ÉTAT et traitement du sol.	ÉTAT ET TRAITEMENT DES SEMENCES.
1	13 mai-1er juin.	Sol *stérilisé* pendant 3 heures.	5 grains *ratatinés* à téleutospores (*Puccinia glumarum*) de la variété de l'*Hordeum vulgare* var. *cornutum*, récoltés en 1894 et, avant d'être mis dans la terre, soumis durant cinq minutes et à 55° au traitement à eau chaude, institué par Jensen. Le 1er juin même, trois grains seulement avaient germé dans cette caisse. Par cette raison, nous avons enfoui deux autres grains en remplacement du premier et du cinquième qui, peut-être parce qu'on avait désinfecté les grains, n'avaient pas germé. Ces deux derniers grains avaient, deux jours auparavant, été mis à germer sur du papier buvard tout blanc et propre.
2	14 mai.	—	5 grains *non ratatinés*, sans téleutospores, de la variété de l'*Hordeum vulgare* var. *cornutum*, de la même origine et soumis au même traitement que ceux du numéro 1.
3	—	—	5 grains d'*Avoine*, apparamment *indemnes*, de la variété de l'*Avena sativa* var. *montana*, espèce très disposée à la rouille noire; les grains récoltés en 1894 et traités de la même manière que ceux du numéro 1.
4	15 mai.	—	5 fragments de *rhizomes de Chiendent* (*Triticum repens*) tirés de terre arable et mis à une profondeur de 5 centimètres, dans la terre où se faisait l'essai. Les fragments, pris dans le champ cultivé, à une profondeur de 15 centimètres, avaient chacun plusieurs bourgeons longs de 5 à 20 centimètres. Avant d'être enfouis en terre, les grains furent mis sous un jet d'eau durant 5 minutes pour ainsi être lavés très bien.

vent — que la température au dedans des caisses s'est montrée un peu plus haute (1 à 4°) qu'au dehors d'elles.

En dépit de cela, les plantes devenaient, dans toutes les caisses, plus grandes et plus effilées qu'elles ne le deviennent en plein champ. Le 18 juin elles étaient ainsi dans toutes les caisses trop montées, et cela à un degré plus ou moins haut, mais moins dans la première caisse que dans les autres. Ce port effilé était sans doute à attribuer en partie à la perte de lumière que la couche d'eau causait, en partie à l'ombre que donnait le toit relativement bas de la caisse. Du reste, nous voulons ajouter que l'eau était tout le temps remplie

d'algues, bien que les verres fussent vidés et curés plusieurs fois.

Dans la première caisse, où les pieds étaient moins montés que dans les autres, nous découvrîmes, le 4 juillet, une tache de *pustules de l'Uredo glumarum* bien nette, sur une pousse secondaire de l'une des plantes. Le 16 juillet — ainsi douze jours plus tard — la même feuille portait une nouvelle tache de pustules, située plus vers la base du limbe et dans la marge opposée. D'ailleurs il y avait une longue tache de pustules sur une seconde feuille de la même pousse, et plus en haut de la caisse il y avait encore une feuille qui, appartenant à une autre pousse du même pied, portait une tache de pustules.

Le 22 août les plantes furent sorties de la caisse pour être examinées minutieusement. Les quatre premiers pieds étaient tout indemnes, les deux premiers comparativement délicats et portant chacun une dizaine de pousses en partie vertes, les deux autres un peu plus vigoureux, ayant chacun une vingtaine de pousses, mais sans cela, ressemblant aux deux premiers. La cinquième plante, qui était plus vigoureuse et à la fois d'un vert plus vif, était la seule sur laquelle il y eût des pustules de rouille, et ce fut surtout sur la dernière feuille de l'une des pousses de la plante que celles-ci se montrèrent bien abondantes.

Le même jour, on récolta encore les plantes poussant dans *les trois autres caisses*. Dans la seconde, elles étaient en général fanées, portant, chacune à elle, 10 à 15 pousses. Dans la troisième, trois des plantes étaient mortes, les deux autres portant encore un certain nombre de feuilles vertes. Dans la quatrième, il y avait cinq pousses principales, toutes les cinq trop montées, sans vigueur et plusieurs fois plus longues qu'elles ne le sont en général en plein champ. *Aucune trace de rouille* n'était à découvrir dans aucune de ces trois caisses.

Pour la seconde fois un pied d'Orge, d'une variété très disposée à la rouille jaune, *avait ainsi porté de la rouille* et justement de la forme à laquelle la variété en question était surtout disposée, et il faut ajouter que le pied avait pourtant été mis à l'abri de toute contamination extérieure pendant tout le temps de son développement. On croira peut-être que, malgré la stérilisation du sol et le filtrage de l'air, quelques uredospores isolés ont pourtant pu arriver de l'atmosphère ambiante jusqu'à la plante et donner naissance à ces taches de pustules apparaissant de temps à autre, ou peut-être voudra-t-on diminuer la valeur du résultat obtenu comme preuve pour une source interne de maladie, en disant que les traces de la

maladie ont été peu nombreuses et qu'il n'y en a eu que sur une seule des cinq plantes renfermées.

En regardant la chose avec plus d'attention, on va pourtant voir qu'une telle contagion extérieure ne suffit guère à expliquer l'apparition de la maladie dans les cas dont nous venons de parler. Pour commencer il faut ainss se rappeler la grande difficulté — chose signalée souvent dans ce qui précède — de cette forme d'Uredo de transmettre la maladie, aussi bien en état de liberté — et cela sous les conditions météorologiques les plus favorables même — que dans des essais d'inoculations artificielles exécutés dans la serre (t. XIV, p. 58). La chose étant ainsi, nous ne pouvons que nous étonner de voir une contagion avec cette forme d'Uredo se produire sous des conditions aussi défavorables qu'elles le sont sans doute dans une telle caisse fermée. Ce que nous devons de plus trouver bien étrange, c'est la manière dont la maladie se propageait dans la caisse dès qu'elle y eut apparu. La première tache de pustules fut observée le 4 juillet, tout en bas de la caisse, sur la feuille le plus en bas d'une pousse. Si cette tache de pustules était le centre de la propagation de la maladie aux autres feuilles, on aurait dû trouver de la rouille, avant tout, sur les feuilles qui se trouvaient tout près de ce centre. Pourtant il n'en fut pas ainsi. Le 16 juillet — douze jours plus tard — il y avait encore deux feuilles malades, mais celles-ci se trouvaient, l'une au milieu de la caisse à peu près, l'autre tout en haut d'elle. Tout autour de la feuille la première attaquée, il y avait un grand nombre de feuilles, appartenant à plusieurs plantes diverses, mais toutes parfaitement indemnes pendant toute la durée de l'essai, c'est-à-dire pendant un temps de quarante-huit jours. Enfin il est à remarquer que toutes les feuilles malades appartenaient à une seule plante et que cette plante-ci n'était pas aussi montée que les autres, mais s'était, au contraire, développée d'une manière plus naturelle.

Si nous voulons toujours considérer une contagion d'Uredo, se produisant par hasard, comme la dernière et la seule source de la maladie, il ne nous reste d'autre manière d'expliquer les singularités, remarquées au sujet de l'apparition et de la propagation de la maladie, que de les attribuer à un hasard aveugle — explication qui ne peut que tomber par son propre manque de force.

Combien différemment la chose ne se présente-t-elle pas, si nous voulons mettre les résultats, gagnés à la suite de cet essai, en rapport avec les observations et les résultats nombreux dont nous avons parlé dans ce qui précède et qui tendent tous à montrer l'existence, pour la rouille, d'une source interne de maladie ! Le

résultat, gagné tout à l'heure, viendra alors à l'appui de la nouvelle opinion maintenue. La plante malade dans la caisse ne fut pas infectée par l'influence de matières contagieuses du dehors — par exemple urédospores — mais par un germe de maladie dans la semence elle-même. Ce germe de maladie y a vécu et s'y est fait valoir ou bien sous la forme de téleutospores vivant dans les couches extérieures des tissus du grain ratatiné et rouillé — chose què les nombreux essais d'inoculations exécutés jusqu'ici sans résultat avec des téleutospores germantes sur des plantules (comparer plus haut, tabl. XXV, n°s 11 et 13; tabl. XXVI, n° 5; tabl. XXVII, n° 8; tabl. XXXI, n° 4), rendent moins probable — ou bien sous une autre forme de développement peut-être point connue auparavant, existant dans les couches intérieures des tissus du grain.

J. *Pieds d'Orge, élevés en caisses de cultures, l'été 1897.* — Au printemps 1897, nous mîmes, dans le jardin d'essais, au nord de la serre, trois caisses spéciales, l'une basse et ronde, l'autre basse et carrée et la dernière haute et carrée. Les trois vases de cultures contenaient du terreau, privé de tout germe par une stérilisation préalable, ayant duré quatre heures. Dans chacun de ces vases furent enfouis ensuite cinq grains de l'*Hordeum vulgare* var. *cornutum* de la récolte de l'année 1894.

La basse caisse ronde (comparer plus haut, p. 32, fig. 6), fut mise dehors le 31 mai. Le lendemain même, le 1er juin, on voyait s'élever les germes de ces cinq grains. Le 2 juin, la température s'élevait au dedans de la caisse, lorsque le soleil y donnait, à 40°, tandis qu'au dehors elle ne montait qu'à 25°. Pour mettre la caisse à l'abri du soleil et modérer ainsi la température au dedans, nous l'entourâmes, au sud et à l'ouest, de persiennes. Le 30 juin, tous les cinq pieds étaient bien grands et vigoureux et touchaient même au toit de la caisse. Chaque plante avait encore la première feuille entièrement verte et saine.

Le 7 juillet, ainsi trente-six jours après que les germes étaient sortis de dessous terre, nous remarquâmes dans une feuille tout au haut de la première plante une tache bien marquée formée de *pustules de l'Uredo glumarum*. Le 25 du même mois, il y avait de telles taches de pustules sur cinq feuilles, et deux jours plus tard, le 27 juillet, une vingtaine de feuilles portaient des taches de rouille jaune toutes normales, qui occupaient — bien qu'assez rarement — toute la largeur des limbes, ou y formaient des rayons, peu larges, mais assez longs. Les feuilles rouillées appartenaient à des pieds divers, mais en les observant de dehors, on ne pouvait pas démêler les plantes malades et les plantes saines.

Le 31 juillet on démonta cette caisse, après quoi les plantes qui avaient poussé au dedans furent soumises à un examen sévère. Il en ressortit ce qui suit :

Plante 1 : Pousse 1, longue de 45 centimètres, avec épi ; feuille 1 (à compter d'en bas), avec une tache de pustules commençant à apparaître ; feuille 2, avec trois taches de pustules, la première longue de 15 millimètres et formée de deux rangs de pustules, la seconde longue de 30 millimètres et comprenant deux à trois rangs, la troisième longue de 20 millimètres et composée de trois à quatre rangs ; feuille 3, avec une tache de pustules longue de 20 millimètres et formée de trois à quatre rangs. — Pousse 2, longue de 35 centimètres, sans épi ; feuille 1, rabougrie, indemne ; feuille 2, avec une grande tache de pustules longue de 50 millimètres, située au haut de la feuille, la moitié supérieure de la tache occupant le limbe dans toute sa largeur. — Pousse 3, longue de 55 centimètres, avec épi ; feuille 1, morte au sommet, indemne ; feuille 2, avec de nombreuses taches de pustules, situées dans la moitié inférieure du limbe ; feuille 3, avec une tache de pustules longue de 45 millimètres et formée de deux rangs ; feuille 4, indemne ; feuille 5, avec une tache de pustules longue de 55 millimètres et comprenant trois à quatre rangs. — Pousse 4, longue de 20 centimètres, avec épi, frêle, indemne. — *Le degré total de l'intensité de la rouille sur cette plante fixé au chiffre 2.*

Plante 2 : Pousse 1, longue de 20 centimètres, sans épi, avec quatre feuilles indemnes. — Pousse 2, longue de 50 centimètres, épi commençant à apparaître ; feuille 1, avec cinq taches de pustules, quelques-unes étroites, quelques-unes plus larges, 30 à 70 millimètres ; feuilles 2 à 5, indemnes. — Pousse 3, longue de 28 centimètres, sans épi, avec quatre feuilles indemnes. — Pousse 4, longue de 60 centimètres, avec épi ; feuille 1, indemne ; feuille 2, avec une tache de pustules longue de 30 millimètres et formée de trois à quatre rangs. — Pousse 5, longue de 35 centimètres, sans épi ; feuille 1, avec une tache de pustules longue de 20 millimètres et composée de quatre à cinq rangs ; feuilles 2 à 4, indemnes. — Pousse 6, longue de 70 centimètres, avec épi ; feuille 1, avec quatre taches de pustules, formées de trois à quatre rangs, la plus grande d'entre elles longue de 50 millimètres ; feuille 2, avec une tache de pustules longue de 40 millimètres et comprenant deux rangs ; feuille 3, avec une tache de pustules longue de 30 millimètres et formée de trois rangs ; feuilles 4 à 6, indemnes. — Pousse 7, longue de 60 centimètres ; feuille 1, avec deux taches de pustules longues de 20 à 50 millimètres et formées de deux à quatre rangs ; feuilles 2

à 4, indemnes. — *Degré total de l'intensité de la rouille : 2.*

Plante 3 : Pousse 1, longue de 65 centimètres, avec épi; feuille 1, indemne; feuille 2, avec une tache de pustules longue de 40 millimètres et comprenant quatre à cinq rangs; feuilles 3 à 6 indemnes. — Pousse 2, longue de 64 centimètres, épi commençant à apparaître; feuille 1, indemne; feuille 2, avec une tache de pustules longue de 25 millimètres et composée de cinq à six rangs; feuille 3, avec une tache de pustules longue de 15 millimètres et formée de trois rangs; feuille 4, indemne; feuille 5, avec une tache de pustules longue de 60 millimètres et composée de quatre rangs; feuille 6, indemne. — Pousse 3, longue de 60 centimètres, avec épi; feuille 1, indemne; feuille 2, avec deux taches de pustules longues de 40 à 50 millimètres et formées de deux à trois rangs; feuilles 3 à 4, indemnes. — Pousse 4, longue de 25 centimètres, avec trois feuilles indemnes. — Pousse 5, longue de 55 centimètres, avec épi et trois feuilles indemnes. — Pousse 6, longue de 60 centimètres, avec épi; feuille 1, indemne; feuille 2, avec une tache de pustules longue de 60 millimètres et comprenant trois rangs; feuille 3, avec quatre taches de pustules longue de 30 à 70 millimètres et formées de deux rangs. — *Degré total de l'intensité de la rouille : 2.*

Plante 4 : Pousse 1, longue de 55 centimètres; feuille 1, avec une tache de pustules longue de 30 millimètres et formée de trois à quatre rangs; feuilles 2 à 3, indemnes. — Pousse 2, longue de 55 centimètres, avec épi; feuille 1, indemne; feuille 2, avec une tache de pustules longue de 20 millimètres et composée de quatre à cinq rangs; feuilles 3 et 4, indemnes. — Pousse 3, longue de 50 centimètres; feuille 1, avec une tache de pustules longue de 40 millimètres et formée de cinq à six rangs; feuille 2, avec une tache de pustules longue de 50 millimètres et comprenant deux rangs; feuille 3 avec une tache de pustules longue de 20 millimètres; feuilles 4 et 5, indemnes. — Pousse 4, longue de 50 centimètres; feuille 1, avec deux taches de pustules longues de 25 à 50 centimètres, l'une d'elles occupant toute la largeur du limbe. — Pousse 5, longue de 50 centimètres; feuille 1, morte au sommet, indemne; feuille 2, avec une tache de pustules longue de 30 millimètres et formée de trois rangs; feuilles 3 et 4, presque mortes aux sommets, indemnes. — Pousse 6, longue de 65 centimètres, avec quatre feuilles indemnes. — Pousse 7, longue de 55 centimètres, avec épi; feuille 1, indemne; feuille 2, avec une tache de pustules longue de 25 millimètres et comprenant trois rangs. — Pousse 8, longue de 30 centimètres, sans épi mais avec trois feuilles indemnes. — *Degré total de l'intensité de la rouille : 2*

Plante 5 : Pousse 1, longue de 55 centimètres; feuille 1, avec

une tache de pustules longue de 25 millimètres et formée de quatre à cinq rangs ; feuille 2, avec quatre taches de pustules longues de 30 à 50 millimètres et composées de trois à quatre rangs ; feuille 3, indemne; feuille 4, avec une tache de pustules longue de 40 millimètres et comprenant deux rangs. — Pousse 2, longue de 50 centimètres; feuille 1, indemne ; feuille 2, avec trois taches de pustules longues de 25 à 60 millimètres et formées de deux à quatre rangs. — Pousse 3, longue de 60 centimètres, avec épi et deux feuilles indemnes. — Pousse 4, longue de 55 centimètres, avec épi; feuille 1, avec quatre taches de pustules longues de 30 à 60 millimètres et composées de deux à cinq rangs. — Pousse 5, longue de 65 centimètres; feuille 1, avec trois taches de pustules longues de 30 à 70 millimètres et composées de deux à quatre rangs; feuille 2, avec six taches de pustules longues de 15 à 50 millimètres et formée de deux à cinq rangs ; feuille 3, avec une tache de pustules longue de 50 millimètres et comprenant deux rangs. — Pousse 6, longue de 58 centimètres; feuille 1, avec une tache de pustules commençant à apparaître ; feuilles 2 à 4, indemnes. — *Degré total de l'intensité de la rouille : 3.*

La caisse basse carrée (comparer plus haut, p. 8, fig. 3) fut mise dehors le 1er juin. Le 30 juin tous les pieds, renfermés en elle, étaient déjà bien grands ; ils poussaient d'une manière fort vigoureuse et finissaient par occuper la caisse toute entière. Pourtant il n'y eut *jamais de trace de rouille* dans cette caisse.

La troisième caisse protectrice était haute et carrée (comparer plus haut, p. 15, fig. 4); elle fut placée dehors le 3 juin. Dans cette caisse il n'y avait que quatre grains qui germaient, et par conséquent nous n'eûmes là que quatre plantes. Le 30 juin, celles-ci étaient bien grandes et vigoureuses, la feuille inférieure de chacune restant toujours toute verte. Le 25 juillet, nous remarquâmes une tache *de pustules de l'Uredo glumarum*, sur chacune de deux feuilles, et le 26 du même mois il y avait, somme toute, cinq feuilles qui en portaient une tache chacune. Toujours ces traces de rouille étaient pourtant plus faibles que dans la caisse ronde. Quelques jours plus tôt, le 22 juillet, on avait observé, dans cette caisse, un aphide, et le nombre de ces insectes allait en croissant de jour en jour avec une rapidité considérable. Sans doute l'animal ou les animaux étaient entrés par une petite fente que nous découvrîmes ensuite au haut de la caisse, tout au bord de l'un des carreaux. En même temps les plantes devenaient de plus en plus rouillées. La présence des aphides était une preuve évidente de ce que les plantes n'avaient pas été aussi complètement isolées qu'il le fallait. Aussi le résultat

de cet essai ne peut-on pas le faire entrer en ligne de compte.

Les résultats qu'ont donnés les essais, exécutés dans la caisse basse ronde, sont *la troisième preuve* de ce que des pieds d'Orge d'une variété très disposée à la rouille jaune peuvent devenir malades quoique la terre où ils poussent soit privée de tout germe par une stérilisation préalable et que l'air même, autour d'eux, soit purifié par un filtrage à l'aide de coton. Cela vient aussi à l'appui de la théorie d'une origine de maladie interne à côté de la source extérieure.

On peut se demander pourquoi bien les plantes de la basse caisse carrée restaient indemnes pendant toute la durée de l'essai, tandis que dans la basse caisse ronde l'intensité de la rouille peut être fixée aux degrés 2 ou 3, et cela bien que la demeure fût la même, que la terre eût subi le même traitement et que tout autre arrangement fût pareil dans toutes ces deux caisses. La réponse en est certainement à chercher dans ce que les plantes de la caisse ronde poussaient sous des conditions moins anormales que celles de la caisse carrée. Celles-là devenaient ainsi, en général, moins vigoureuses que celles-ci et la feuille inférieure de chaque paille restait, dans ces premières, verte tout entière beaucoup plus longtemps que dans les autres. C'était sans doute à cause de l'abondance de lumière plus considérable et de la ventilation mieux réglée que la caisse ronde était à préférer à l'autre. Il n'y avait pas dans cette caisse de pieds latéraux qui ôtaient le jour, et en haut la ventilation ne se faisait pas au travers de plusieurs couches de coton parallèles, mais, au contraire, par toute l'extrémité supérieure du cylindre qui était bouchée par une seule couche de coton.

C'est certainement de cette manière-ci qu'il faudra aussi expliquer le fait que la rouille noire a apparu en 1899, dans la caisse ronde, bien plus abondamment qu'en 1895 dans la caisse carrée pourvue de doubles parois de verre. Si, en 1895, la température dans la caisse, grâce au refroidissement par l'eau, avait été mieux réglée qu'en 1897, il en était tout le contraire avec la lumière qui, en 1897, était beaucoup plus faible qu'en 1897. Et, s'il faut tirer une conclusion de ce qu'il n'y avait en 1897, dans la caisse basse carrée, aucune trace de rouille, tandis qu'en 1895, dans la basse caisse carrée refroidie par le courant d'eau froide, une plante unique devint malade, cela serait qu'une température trop haute exerce sur le développement et la maturation du germe interne de maladie une influence bien plus disturbante qu'une température trop basse.

k. *Pieds de Blé de printemps et d'Orge, élevés en caisses de cultures hautes et rondes, l'été 1898.* — Le 26 mai 1898, nous plaçâmes,

dans le jardin d'essais, au nord de la serre, au même endroit, où l'année précédente les caisses avaient été mises, deux caisses protectrices hautes et rondes, de la même construction que la basse caisse, employée auparavant. Le cylindre de verre était néanmoins en ce cas plus haut du double (1 mètre ; fig. 8). En même temps nous y mîmes, le 30 mai, pour comparaison, la vieille caisse ronde.

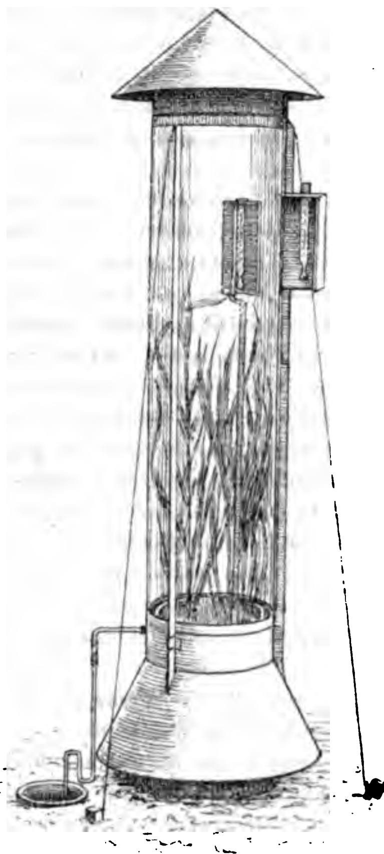


Fig. 8. — Caisse de culture isolée, haute et ronde. En 1898 1/15).

Dans toutes les trois caisses il y avait du terreau, stérilisé, pendant quatre heures, par un chauffage à la vapeur. Pour ce qui est du reste, les arrangements étaient les mêmes qu'ils avaient été auparavant dans la basse caisse. La seule différence consistait en ce que le socle de chaque caisse ne reposait pas sur le sol nu, mais, au contraire, sur du taffetas ciré et, en outre, en ce qu'une bande de taffetas était mise tout autour du cylindre, en haut de lui, et pliée par-dessus le bord de la bouche supérieure, jusqu'à couvrir ainsi, à une partie, le filet de métal sur lequel nous mîmes ensuite une couche de coton.

Dans le vase de culture de l'un de ces hauts cylindres, nous mîmes cinq grains de Blé d'Emma, variété de printemps très disposée à la rouille noire, et dans chacun des vases des deux autres cylindres, cinq grains de l'*Hordeum vulgare* var. *cornutum*. Au sud-ouest des caisses, nous dressâmes ensuite des persiennes, pour modérer ainsi la chaleur.

Le 8 juin, tous les grains, dans ces trois caisses, étaient sortis de dessous la terre. Le 16 du même mois, les pieds avaient atteint, dans les deux hautes caisses, une longueur de 2 à 3 centimètres, tandis que dans la troisième, la plus basse, ils n'étaient longs que

de 1 centimètre. Avec chaque semaine qui s'écoulait, les plantes des caisses l'emportaient sur celles poussant en liberté, bien qu'elles fussent toutes du même âge. Le 6 septembre, les pieds furent sortis des caisses en étant alors *tous parfaitement indemnes.*

Qu'il n'ait point apparu de rouille dans les seconde et troisième caisses, pour lesquelles il était question de la rouille jaune, c'est là un fait qu'il faut certainement attribuer en première ligne aux conditions météorologiques qui, au commencement de l'été, étaient très défavorables au développement de cette sorte de rouille. En plein champ même, la rouille était bien peu abondante, ce qui dépendait, sans doute, de l'influence de la température très basse qui se produisait pendant le mois de juin (comparer : t. XIV, p. 80). La chose étant ainsi, on ne peut pas trouver bien étrange que dans les caisses — où les conditions nécessaires pour que le champignon se plaise, sont sans doute, sous tous les rapports, beaucoup moins bonnes — la rouille n'ait aucune fois atteint un développement remarquable.

Sans doute, c'est ainsi qu'il faudra aussi expliquer l'absence de la rouille noire dans la caisse où poussait le Blé d'Emma. A cela vient encore, en ce cas, une circonstance aggravante. Pour la rouille noire, le temps de l'incubation est, même dans cette espèce de Blé si bien disposée à la maladie, beaucoup plus considérable que pour la rouille jaune de l'Orge, et cela déjà en plein champ. Il s'élève ainsi à sept ou huit semaines, au moins, ce qui rend encore plus petite la perspective d'obtenir des résultats positifs à la suite d'essais de cultures isolées.

1. *Efforts de perfectionner les cultures isolées, faits pendant les années de 1896 à 1899.* — Dans l'essai de 1895, la construction de la caisse — de doubles parois de verre, l'espace intermédiaire rempli par un courant d'eau froide — avait été en état de modérer la température jusqu'à la rendre la même en dedans qu'en dehors d'elle. Par conséquent, cette méthode de cultiver les plantes devait bien être poursuivie, et il importait seulement à éviter désormais, autant que possible, les défauts qu'avaient eu ces caisses à doubles parois, employées en 1895. Les défauts consistaient, en première ligne, en une perte de lumière très considérable, amenée par ce que les caisses restaient trop dans l'ombre à cause du peu de hauteur qu'elles avaient. Ce qui était en outre nécessaire, c'était de pouvoir maintenir un courant d'eau perpétuel entre les verres, sans être forcé de faire aller la pompe sans cesse.

Pour cela, il fallait un aqueduc, et puisqu'il n'y en avait pas au Champ d'Expériences, il fut nécessaire d'établir les essais autre part, à un endroit où l'on en avait. L'occasion voulue s'offrait aussi à un

local situé à un quart d'heure du Champ d'Expériences, local appelé le « Kräftriket ». Les ateliers d'une Société d'actionnaires, le « Radiator », y étaient établis, et le directeur de la Société, E.-G.-N. Salenius, a bien voulu nous permettre de dresser, pendant l'année 1896, près de ces ateliers, des caisses de cultures isolées et d'employer pour les essais l'eau et le gaz de l'établissement — tout cela gratuitement.

Ainsi nous fîmes construire, au commencement de l'année 1896, trois nouvelles caisses spéciales bien hautes, pour faire en elle des cultures isolées. Les caisses étaient quadrangulaires, et faites de métal et de verre, ayant une hauteur de 1m,15 et une largeur de 27 centimètres. A l'aide de minium, on avait fait entrer les verres très épais dans les mortaises. Les caisses, avec leurs conduites d'eau et d'air et leurs vases de cultures remplis de terreau stérilisé, etc., étaient prêtes, et l'essai devait commencer le 23 mai 1896. Lorsque l'eau y fut versée, il fut évident que le minium n'était point assez fort. Il ne pouvait pas résister à la pression de l'eau ; par-ci et par-là, jaillissaient de petits jets d'eau très fins, et en peu de minutes, l'un des verres était cassé. Comme on attribuait cela à une imperfection dans la préparation du mastic, on mit tout de suite de nouveaux carreaux dans toutes les caisses, en employant du nouveau mastic, mieux préparé. Au bout de trois semaines, tout était prêt ; on versa de l'eau dans les caisses, mais le résultat fut toujours le même. Dans chacune des caisses, un verre se cassait immédiatement, et, pour cette année-ci, l'essai était ainsi rendu impossible.

Afin d'obvier désormais à un tel contre-temps, les caisses furent munies de nouveaux carreaux dès le mois d'octobre de la même année, et laissées à sécher pendant l'hiver. Au printemps 1897, elles furent remplies d'eau de nouveau, mais avec le même résultat qu'auparavant. Dans le minium — d'une ténacité généralement fort considérable — il y avait pourtant toujours un endroit faible où, à la fin, un fin jet d'eau commençait à suinter. Bientôt on remarquait aussi que les fers à cornières des caisses n'étaient pas en état de résister à la forte pression de l'eau; au contraire, ils se pliaient toujours un peu et faisaient ainsi naître des crevasses au mastic. Immédiatement après avoir fait cette observation, nous vidâmes les caisses et mîmes ensuite, tout autour de chacune d'elles, pour appuyer ainsi les fers à cornières, une bande de fer bien forte. Tout cela fut pourtant fait en vain, car, peu d'heures après un nouveau remplissage, il y avait toujours un nouveau verre qui se cassait dans chaque caisse. Ainsi, cette année même, l'essai ne pouvait pas être poursuivi.

Or, les efforts échoués de ces deux années avaient montré que la méthode en question n'était pas bonne à employer, à moins qu'on ne pût se servir de glaces encore plus épaisses. Mais, puisque les moyens de la station ne nous auraient pas permis d'en acheter, et qu'en outre les entailles dans lesquelles devaient entrer les carreaux seraient beaucoup trop peu profondes pour des verres aussi épais, il nous a fallu renoncer à cette méthode. Pour pouvoir continuer les essais, il fallait ainsi choisir un autre plan qui pourrait nous permettre de régler la température, en faisant passer par la caisse un courant d'air froid. Le dernier essayage d'une caisse où la température était réglée de cette manière-ci, fut aussi fait à Kräftriket, pendant l'été 1899. Les moyens nécessaires pour entreprendre des essais, d'après cette méthode, ayant été mis à notre disposition au Champ d'Expériences, nous allons y faire de tels essais pendant les années qui vont suivre.

DEUXIÈME PARTIE

NATURE MORPHOLOGIQUE ET BIOLOGIQUE DU GERME INTERNE DE MALADIE

Des observations en plein champ et des cultures isolées que nous avons exposées dans ce qui précède il ressort évidemment ce qui suit. Pour pouvoir expliquer l'apparition de la rouille dans la récolte sur pied et sa présence à plusieurs autres occasions — comme nous en avons signalé dans le résumé historique formant l'introduction à cet ouvrage — il faut recourir à un germe interne de maladie vivant dans la semence elle-même, dans les rejetons souterrains ou dans les rhizomes.

Or, s'il en est ainsi, une question nouvelle se pose. Sous quelle forme se trouve ce germe interne de maladie? Vit-il dans la semence, etc., sous la forme d'un mycélium essentiellement intercellulaire, y est-il comme des spores d'espèce quelconque ou bien s'y trouve-t-il peut-être sous une forme inconnue jusqu'ici?

Mettons, pour commencer, que la source de la maladie consiste en un mycélium essentiellement intercellulaire et faisons alors attention à ce qui, dans la littérature antérieure et dans les recherches exécutées pendant ces derniers temps, peut parler contre une telle théorie ou déposer en sa faveur.

A. — Mycélium intercellulaire comme source de maladie.

a. *Opinions énoncées par Anton de Bary vers 1860.* — Il est surtout bien à remarquer que celui-là même qui a découvert l'hétérœcie des rouilles des Céréales, c'est-à-dire Anton de Bary, a de la peine a éloigner, lorsqu'il s'agit de ces maladies, l'idée d'un germe interne de maladie à côté de la contamination extérieure provenant d'Épines-Vinettes ou d'autres plantes semblables. Dans le même rapport où de Bary constate l'hétérœcie du *Puccinia graminis*, il fait ainsi mention (II, 23) de certains essais avec du *Triticum repens*

et du *Poa pratensis* exécutés par lui en 1864, en partie en plein champ, en partie dans une maison. En faisant ces essais, il avait tendu à découvrir une source interne de maladie, mais les recherches ne donnant que des résultats négatifs et les plantes restant ainsi indemnes tout le temps, de Bary dénonce le mycélium de ce champignon comme annuel, même chez les graminées perennes, et dit en même temps qu'il n'a trouvé un tel mycélium que dans les couches extérieures du fruit, nulle part ailleurs, et qu'il n'a jamais réussi à le suivre dans les jets poussés par la plante hospitalière. Or, le fait seul qu'il a entrepris un tel essai montre qu'il a, sans doute, fait des observations qu'il avait de la peine à expliquer à l'aide de sa nouvelle théorie de l'hétérœcie seulement.

Aussi il ne s'écoule pas un long espace de temps avant que nous retrouvons de Bary occupé par cette question. En 1866, il cite ainsi (III, 213) certaines « observations faisant soupçonner une hiémation du mycélium du champignon sur l'Épine-Vinette ». En même temps, il admet l'existence possible d'un mycélium perenne pour les formes d'aecidium de la rouille noire aussi bien que pour celles de la rouille à couronne, mais se voit, en cas que cela soit, forcé de supposer que « le mycélium perenne même n'engendre les organes reproducteurs du parasite qu'à une certaine saison, comme le font presque tous les mycélies perennes des champignons parasites ». Très nettement de Bary s'exprime aussi à cette occasion en faveur d'un mycélium perennal pour le *Puccinia straminis*. Il est d'avis que « le mycélium de ce champignon passe l'hiver dans les vertes feuilles de la Graminée qui survivent à l'hiver, pour produire de nouvel Uredo, avec du pouvoir germinatif, aux premiers jours du printemps ou pendant l'hiver, même si les pieds poussent dans une chambre ou s'ils viennent sur couche ».

Assurément il y a à remarquer, contre l'argumentation de de Bary, que les observations et les recherches sur lesquelles il fonde ses assertions sont trop succinctement décrites. Aussi peu quand il veut démontrer l'existence d'un mycélium perenne pour la *Puccinia straminis* par exemple, que lorsqu'il s'occupe de prouver l'absence d'un tel mycélium, par exemple dans le *Puccinia graminis*, il ne nous donne de détails sur les lieux et les moments où ont été faites les observations et les recherches, ni sur les autres circonstances sous lesquelles elles ont eu lieu. Ce sont là des choses auxquelles on ajoutait très peu d'importance autrefois, mais qui, de nos jours, sont jugées indispensables si l'on veut porter un jugement positif sur la question.

Ainsi, par exemple, nous ne savons point avec certitude, si les

feuilles de céréales — il ne dit pas si c'étaient des feuilles de Seigle ou de Blé — qui « dès les premiers jours du printemps même portaient de nouvel Uredo avec du pouvoir germinatif », si ces feuilles, je le répète, avaient, avant que l'hiver vint, atteint un tel développement que des spores venant du dehors les avaient trouvé disposées à une contagion extérieure. Des observations faites au Champ d'Expériences pendant les hivers de 1891 à 1892 et de 1892 à 1893 font naître cette question spontanément (Eriksson et Henning, I, 41, 156).

L'observation, signalée par de Bary, avait-elle été faite sur un petit nombre de pieds, poussant dans un jardin au voisinage duquel il y avait peut-être, de la même espèce de plante, des exemplaires déjà malades, desquels la maladie aurait pu provenir? Ou bien, avait-elle eu lieu dans un champ de céréales plus grand où ni l'été, ni l'automne, il n'y avait eu, peut-être à une distance de plusieurs milliers de mètres, aucun pied de la même espèce de plante auquel on eût pu attribuer l'apparition de la rouille. Tout ce que les expériences des dernières années nous ont appris au sujet de la spécialisation bien remarquable des champignons, met en évidence que ce sont là des détails qu'il importe beaucoup à connaître.

De quelle manière donc de Bary a-t-il exécuté ces essais faits en plein champ, en 1865, avec des Graminées — probablement les *Triticum repens* et *Poa pratensis* — et regardés par lui comme des preuves contre une origine interne de maladie? Les résultats obtenus à la suite des nombreux essais de cultures isolées en tubes et en caisses que nous avons exécutés nous autorisent à faire une telle question.

Et quelles étaient bien les observations sur la présence de la rouille de l'Épine-Vinette et de celle du Rhamnus qui pouvaient amener de Bary à la supposition d'un mycélium perenne pour ces formes de rouille? Étaient-ce des observations anatomiques ou bien biologiques? Il est plutôt à croire qu'elles étaient de cette dernière catégorie, en partie puisque de Bary nous donne en même temps sur la présence de mycélies perennes, par exemple dans les *Endophyllum Sempervivi* et *E. Euphorbiæ*, des renseignements bien satisfaisants même pour les exigences de nos jours, en partie puisqu'il dit en termes clairs et formels qu'il n'est « point difficile de suivre un mycélium perenne dans les Urédinées qui en ont ».

Ces questions, et encore d'autres, peuvent et doivent même être posées par quiconque, dans nos jours où l'on a à sa disposition des connaissances assez solides sur la nature et le développement des rouilles des céréales et des autres plantes même, veut étudier avec plus d'attention ce rapport publié par de Bary vers 1865, rapport,

à cela près, si spirituel et si plein d'importance dans toute sa simplicité. Il est vrai que ces questions ne recevront jamais de réponse, mais toutefois elles ne sont point inutiles, car elles nous engagent à agir avec circonspection et à ne pas donner à l'argumentation de de Bary plus de poids qu'elle ne le mérite en réalité.

b. *Les savants, après le temps de de Bary, que pensent-ils de la question d'un mycélium perenne pour les champignons de la rouille et pour la rouille des céréales surtout ?* — En parcourant les publications relatives à la rouille qui ont paru depuis 1865, moment où de Bary faisait ses découvertes importantes, et en examinant la question de savoir si l'on a pris en considération scrupuleuse toutes les idées de ce grand maître et surtout si l'on s'est donné de la peine pour que la chose gagnât en clarté à tous les points de vue qui avaient paru obscurs à de Bary, on ne peut guère répondre par l'affirmative. On a tenu tout ce que de Bary a énoncé, même ce qu'il n'a proféré qu'avec hésitation, pour des paroles de roi et, à peu d'exceptions près, on s'est contenté de ramasser, en nombre toujours plus grand, des cas de développement hétéroïque. Si l'on est vraiment quelquefois parvenu, à l'aide d'essais d'inoculation spéciaux, à montrer quelles sont les plantes qui constituent des hospices pour les différentes phases de développement d'une espèce de champignon hétéroïque, on a tout de suite regardé tout le cycle du développement de cette espèce de champignon comme convenablement et parfaitement connu.

Il arrive pourtant, et assez souvent même, qu'on trouve un certain champignon, dont on a cru connaître parfaitement les plantes hospitalières, à une localité où l'une où l'autre de ces plantes ne vit pas, sans que cela ne paraisse, en aucune manière, exercer une action disturbante sur le développement du champignon, ni l'empêcher de reparaître à la même localité, année après année. Comment donc a-t-on agi lorsque de tels cas se sont présentés? Ou bien — et je crois que cela a été le plus ordinaire — on est passé sur eux aussi rapidement que possible et s'est borné à en constater l'existence. Ou bien on a vraiment cherché à les expliquer d'une manière ou d'une autre. Alors on a dit, par exemple, que la plante nourricière manquante a dû vivre tout de même — peut-être à une distance de plusieurs centaines ou milliers de mètres même — quelque part dans les environs quoiqu'on ne l'ait pas trouvée, tandis que d'autres ont cru qu'à la nouvelle localité il y a un remplaçant de la plante hospitalière absente, remplaçant inconnu jusque-là. Enfin, on a supposé que le champignon pourrait apparaître inégalement en différentes localités, c'est-à-dire comme hétéroïque lorsque la plante convenable vit à la place en question, comme homoïque quand elle ne s'y trouve

pas, — *hétérœcie facultative*, — mais jamais on n'a pourtant essayé d'expliquer de quelle manière le champignon en ce dernier cas s'est conservé pendant l'hiver. Pendant la dernière dizaine d'années surtout, on a, en considérant la multiplicité de formes allant toujours en croissant et vu la spécialisation bien remarquable des champignons de la rouille, recouru à la seconde des deux ressources nommées tout à l'heure, et il est bien rare, même pendant ce temps-là, qu'on ne s'en soit pas contenté.

Et comment est-on bien — lorsqu'une nouvelle forme de rouille, d'une grande importance au point de vue pratique, a paru et s'est propagée bien rapidement dans des pays très éloignés les uns des autres — parvenu à expliquer cette propagation, si l'on a même essayé de le faire? Dans les publications relatives au sujet on trouve de nombreuses indications signalant l'année, assez souvent le jour même, où le champignon a été observé pour la première fois à telle ou telle place, et désignant en outre les plantes sur lesquelles on l'a trouvé! Mais d'un autre côté, ces ouvrages ne nous renseignent presque jamais sur les rapports suivants. Les mêmes espèces de plantes ont-elles été attaquées à la localité d'où est venue la semence; la maladie a-t-elle apparu même à d'autres places où l'on a semé des grains de la même semence, et, enfin, les grains ont-ils été soumis à un examen au microscope ou non! Les publications nombreuses, relatives à la propagation du *Puccinia Malvacearum* en Europe vers 1870, pourront très bien nous en servir d'exemples. Ainsi, elles ne nous aident pas en général beaucoup — si elles le font même du tout — à approfondir la question qui concerne la propagation de ces champignons : si elle s'est produite au moyen de spores, à l'aide d'un mycélium ou d'une autre façon encore.

En général, on ne s'est pas non plus donné la peine de suivre, ni macroscopiquement ni microscopiquement, pendant bien longtemps, le développement des différentes formes de maladie. Au contraire, on a été content, si l'on a pu décrire ces formes telles qu'elles se présentent dans une certaine phase de développement, celle que, par hasard, on avait rencontrée. Il n'y a que peu d'exceptions à cette règle, mais je veux pourtant en citer quelques-unes. Nommons ainsi la monographie de l'*Aecidium abietinum* sur le Sapin, faite par de Bary (IV) en 1879, le développement poursuivi du *Hemileia vastatrix*, publié en 1882 par Marshall Ward (I, 300, etc.), et enfin les rouilles des Rosa et des Rubus faites par J. Müller (I, 721, etc.), et ayant paru en 1886 (1).

(1) Je saisis en même temps l'occasion d'attirer l'attention sur les

De ce qui vient d'être dit, il doit ressortir qu'au sujet de la question spéciale dont il s'agit ici — mycélium perenne comme la source intérieure des champignons de la rouille et de la rouille des céréales surtout — il y a très peu à apprendre des ouvrages relatifs au sujet. Dans les cas où l'on a fondé ces assertions sur un examen microscopique, cet examen a en général visé les spores — leur origine, structure, germination, etc. — et non pas le mycélium, car on a cru celui-là confiné dans la proximité immédiate de la tache de pustules et on a considéré les spores comme les seuls facteurs de la vie du champignon d'une année à l'autre. Même lorsque la manière d'apparition du champignon a fait soupçonner l'existence d'un mycélium pénétrant l'organe malade tout entier (feuille, tige, etc.) — dans le résumé historique formant l'introduction à cet ouvrage nous en avons cité des exemples (t. XIV, p. 5, etc.) — les auteurs disent avoir eu beau chercher à suivre au microscope un tel mycélium.

En considérant la chose avec plus d'attention, on doit trouver assez injuste qu'on a, en général, fait si peu de cas de la *vie* mycélienne des champignons; car, au fond, c'est donc par cette vie-là même que la force vitale des champignons se fait reconnaître et valoir, leur vie comme spores n'étant qu'un *sommeil* plus ou moins long. Surtout il faudra désormais admettre chez la vie mycélienne une grande importance pour le développement du champignon et, par conséquent, la considérer digne d'un plus grand intérêt de la part des savants. C'est que les nombreux essais d'inoculations artificielles, exécutées pendant les dix dernières années, nous ont appris à remarquer les variations considérables dans la durée de l'incubation qui se font souvent reconnaître.

Autre part, j'ai déjà, dans un cas spécial, eu l'occasion d'attirer l'attention sur cet état des choses (Eriksson, XIII, 230). Le mycélium qui engendre les spermogonies et les aecidies du *Puccinia Arrhenateri* de l'Épine-Vinette peut être né d'aecidiospores, c'est-à-dire être provenu d'une inoculation au moyen d'aecidiospores, si tant est qu'on puisse vraiment juger des essais faits au Champ d'Expériences, au printemps 1891 (Eriksson, VIII, 7). En ce cas, la naissance du mycélium a été précédée par un temps d'incubation ou, pour ainsi dire, par une vie latente du champignon, s'élevant à trois ou quatre ans. Ou bien le mycélium peut être né de sporidies, c'est-à-dire être provenu d'une inoculation à l'aide de téleutospores,

recherches très intéressantes, relatives aux *Sclerotinia*, que de Bary a publiées en 1886 (VI, 396, etc.).

origine dont nous avons parlé en détail d'autre part (Eriksson, XXIV, 113, etc.). En ce cas la durée de l'incubation monte à un ou deux ans.

L'origine de ce champignon comme Uredo et comme Puccinia sur l'*Avena elatior* est encore plus variée. Le mycélium qui engendre les urédospores et ensuite les téleutospores pourrait être né d'urédospores, d'aecidiospores ou de sporidies. En ce premier cas, la durée de l'incubation monte à neuf ou quinze jours. Dans le second, nous pouvons supposer une incubation d'environ dix jours, mais c'est là ce que nous n'avons pas encore déterminé expérimentalement. Quant à la troisième origine, il est très possible mais non prouvé qu'elle existe, et si elle se présente vraiment, elle doit demander un temps d'incubation de un à deux mois.

Ce temps d'incubation, variant suivant l'origine de la maladie, fait bien soupçonner que la nature interne et la manière de développement du mycélium ne peuvent pas toujours être les mêmes. Au contraire, elles doivent, en quelque mesure, dépendre de l'origine de la rouille, circonstance à laquelle on a jusqu'ici fait très peu attention si on l'a fait même du tout (1).

c. *Début et progression de la vie mycélienne dans la rouille noire de l'Avoine.* — Aux environs de Stockholm, on trouve presque tous les ans l'*Uredo graminis* sur l'Avoine dès les derniers jours de juillet ou bien dès les premières journées d'août, ainsi de deux mois à deux mois et demi après que le pouvoir germinatif s'est éveillé dans les téleutospores de la génération de l'année passée. Il en est ainsi, s'il y a des buissons d'Épine-Vinette à une distance de 50 mètres aussi bien que s'il n'y en a qu'à 1000 mètres. Une invasion du dehors n'a pas pu se produire immédiatement avant l'apparition des premières pustules, à moins qu'il n'y ait, à une distance de 25 à 50 mètres, un buisson d'Épine-Vinette envahi par les aecidies de la rouille noire de l'Avoine. C'est qu'à l'état spontané toutes les téleutospores ont, à coup sûr, achevé leur germination au milieu du mois de juin, c'est-à-dire depuis un mois et demi. Aux environs, il n'y a non plus de Graminées ou de Céréales d'où ait pu provenir, pendant ce temps de un mois et demi, une contagion se transmettant à l'Avoine. Parmi les

(1) Dans son rapport sur les Uredinées des Rosa et des Rubus, J. Müller (I, 724) dit, en 1886, que dans le *Phragmidium subcorticium* le mycélium né d'aecidiospores produit, dans le tissu cellulaire de la plante hospitalière, des changements plus grands que ne le fait le mycélium né d'urédospores. C'est le cas, dans la tige surtout, où cette première espèce de mycélium n'envahit pas seulement les cellules du parenchyme, mais parcourt en partie celles du liège des tissus vasculaires et de la moelle même.

autres Céréales, il n'y a que le Blé qui puisse nous être suspect. Mais, puisque la rouille noire du Blé, même sous les conditions favorables qui se produisent dans un essai d'inoculation artificielle, ne se communique à l'Avoine qu'avec très peu d'énergie, cette Céréale ne peut pas, en réalité, être un foyer de contagion pour l'Avoine. Encore moins les autres Graminées, portant la même forme de rouille noire que l'Avoine, — citons pour exemples le Vulpin, le Dactyle, l'Avoine élevée, — peuvent constituer des foyers de contagion pour l'Avoine, car elles restent en général indemnes beaucoup plus longtemps que cette Céréale et deviennent en outre attaquées par cette forme de rouille à un degré bien moins considérable que l'Avoine elle-même.

Les premières pustules d'Uredo apparaissant sur l'Avoine vers la fin de juillet ou au commencement d'août doivent ainsi tirer leur origine d'un germe de maladie ayant vécu dans l'organe malade durant un temps de un mois et demi, au moins, peut-être de deux mois à deux mois et demi même. Pour ce germe de maladie, il y a deux sources possibles. Ou bien il est entré dans la plantule, au printemps, par une contagion de sporidies — supposé que les sporidies germantes du champignon puissent vraiment contaminer le pied d'Avoine directement, chose qui n'est encore qu'une question ouverte, — ou bien il a vécu dans la semence elle-même sous une forme quelconque.

Dans chacun de ces deux cas il faut — surtout comme les premières pustules apparaissent en général au haut de la plante, à une hauteur de 15 à 65 centimètres ou, en moyenne, de 32^{cm},4 au-dessus de la surface du sol — supposer que le germe de maladie a été, entraîné avec l'organe malade durant tout le développement de celui-ci. S'il est vraiment ainsi que ce germe s'y est trouvé sous la forme d'un mycélium, on devrait, à l'aide du microscope, trouver ce mycélium pendant les premières phases du développement de l'organe en question et peut-être, si la maladie est descendue du grain, dans le germe lui-même. Dans le cours des années *nous avons* — maintes fois pendant les mois signalés, c'est-à-dire ceux de juin et de juillet — *examiné*, au microscope, *l'embryon* se trouvant dans l'intérieur du grain, *la plantule toute grêle et*, enfin, *les gaines du pied* d'Avoine *parvenu à un plus haut degré de developpement*. Pour ces investigations, nous avons surtout choisi des variétés d'Avoine qui ont toujours été attaquées par cette forme de rouille de très bonne heure et d'une manière fort intense, mais *nous n'avons jamais réussi* — pour tous les investigateurs précédents faisant des recherches sur le même sujet il en a été de même — *à découvrir dans les tissus d'un seul organe examiné les traces d'un tel mycélium.*

On n'a pas pu découvrir le mycélium avant le moment de l'éruption des pustules d'Uredo, et même alors, on ne l'a trouvé que dans le voisinage immédiat des pustules. Il faut ainsi supposer que la vie mycélienne du champignon de la rouille noire dans le pied d'Avoine ne commence que vers la fin du mois de juillet, et comme, chez nous, la maturation de l'Avoine a lieu dans la seconde quinzaine d'août, *nous ne pouvons admettre à la vie mycélienne continuée du champignon une durée de plus de cinq à six semaines.*

Les recherches exécutées dans le même but avec d'autres Céréales printanières, comme l'Orge et le Blé de printemps, ont donné des résultats tout analogues.

d. *Début et progression de la vie mycélienne dans la rouille jaune du Blé d'automne.* — Il est beaucoup plus difficile de déterminer le début et la progression de la vie mycélienne dans la rouille jaune du Blé d'automne. Des observations faites dans le cours des années, montrent : 1° que les téleutospores de cette forme de rouille germent le même automne qu'elles ont été formées, c'est-à-dire dès les premiers jours de septembre; 2° que les pustules d'Uredo de ce champignon apparaissent sur le brin du Blé d'automne dès la fin de septembre ou dès le commencement d'octobre et continuent à y vivre tant qu'il fait doux ; et 3° que, l'année suivante, les nouvelles pustules d'Uredo apparaissent quelquefois dès le milieu ou dès la fin du mois de mars, de temps en temps dès les premiers jours de ce mois même. Cela amènerait peut-être la supposition que, pour ce champignon, la vie mycélienne serait de plus longue durée que pour le champignon de la rouille noire dans les variétés printanières, qu'elle durerait même — avec une intervention de trois à quatre mois au cœur de l'hiver — dès le mois d'octobre jusqu'au milieu ou à la fin du mois de juillet de l'année suivante. Les toutes premières pustules d'Uredo, apparaissant au printemps, seraient alors les premières traces d'un mycélium se trouvant dans les feuilles dès l'automne dernier, mais ayant vécu, pendant l'hiver, d'une vie réprimée par le froid. Il y a pourtant certaines circonstances qui nous engagent à agir avec circonspection quand nous voulons tirer une telle conclusion.

Pour commencer on n'a pas pu démontrer que le mycélium qui produit les premières pustules d'Uredo, apparaissant au printemps, existe vraiment depuis l'automne dernier. Au contraire il semble bien plus probable que les feuilles, qui, à l'arrière-saison, ont porté des pustules d'Uredo ou dans lesquelles on a, en ce moment-là, pu soupçonner un mycélium bien vivace, ne vivent plus au printemps qui suit et que les premières pustules apparaissent cette fois sur les feuilles

qui pendant l'automne ont été entièrement enveloppées par les gaines et ainsi à peine accessibles à une contagion extérieure. A l'appui d'une telle supposition nous pouvons apporter l'observation suivante faite au Champ d'Expériences sur deux pieds de Blé d'automne dont le développement a été suivi très minutieusement dès le mois de novembre 1892 jusqu'au mois de juin de l'année suivante (Eriksson et Henning, I, 156). Vers la fin de novembre l'une de ces deux plantes portait 6 feuilles (4 rouillées et 2 indemnes) et l'autre 8 feuilles (1 rouillée et 7 indemnes). Le 5 avril, au printemps suivant, celle-là avait encore 2 feuilles, toutes deux indemnes jusqu'au 29 mai, où elles moururent, et celle-ci 5, dont 4 restaient indemnes jusqu'au 27 et 29 mai où elles périrent. La 5[e] feuille de cette dernière plante avait montré de faibles traces de rouille le 27 avril, mais le 29 mai elle était morte, comme les autres. On a de la peine à se figurer que, par un mycélium dormant dans leur intérieur, ces quelques feuilles toutes jeunes et grêles, ayant survécu à l'hiver, seraient les seuls porteurs de la vie du champignon durant l'hiver et qu'elles constitueraient ainsi les organes auxquels le champignon devrait son existence continuée d'année en année.

Le fait qu'on n'a pas non plus pu prouver que les pustules fort rares qui apparaissent tout au commencement du printemps — par exemple au Champ d'Expériences (Eriksson et Henning, I, 166) en 1891, le 4 mai, dans 1 parcelle d'essai parmi 15 examinées (1 tache de pustules d'Uredo sur une feuille à moitié sèche) et, le 8 mai, dans 7 parcelles parmi 16 examinées, et en 1892, le 8 avril, dans 1 parcelle d'essai parmi 85 examinées (1 tache de pustules de Puccinia sur une feuille) — exercent vraiment de l'influence sur la propagation du champignon dans le champ d'essais en entier, ou seulement sur sa dispersion dans les parcelles où les premières pustules avaient paru, c'est là une circonstance de bien haute importance. Considérons, par exemple, ce qui se produisait en 1891. Entre le 4 et le 8 mai on avait découvert quelques pustules d'Uredo isolées dans 8 parcelles parmi 31. Or, en examinant un peu plus tard, c'est-à-dire les 25, 26 et 27 du même mois, 54 parcelles d'essais, nous n'avons trouvé de traces de rouille dans plus de 4 parcelles et dans chacune d'elles un très petit nombre de feuilles malades. Nous avons ainsi pu constater dans la propagation de la rouille une discontinuation ou un affaiblissement au lieu d'une progression. La véritable époque de ravages de ce champignon fut longtemps à arriver, car elle ne commençait qu'au milieu du mois de juin, c'est-à-dire un mois et demi plus tard. L'année suivante (1892) fut très favorable au développement de la rouille jaune, mais néanmoins nous voyons

s'écouler à peu près deux mois avant que commence, dans la seconde semaine de juin, cette période.

Les faits que nous venons de signaler nous donnent bien lieu de mettre en doute le rapport direct entre les premières pustules d'Uredo apparaissant au printemps et un mycélium vivant dans l'organe en question dès l'automne dernier même. L'apparition de la maladie à l'arrière-saison, au mois d'octobre, sur les jeunes feuilles toutes grêles, et son éruption sur la plante toute développée, au mois de juin, doivent, en effet, être à considérer comme *deux phases de développement différentes du champignon, tout indépendantes l'une de l'autre*, sont-elles même de la même origine. L'éruption du champignon *à l'arrière-saison* devient un cas de *prolepsis* ou une phase d'évolution de très peu de durée, avec un mycélium se développant et continuant à vivre jusqu'au commencement de l'hiver, c'est-à-dire durant un temps de un à deux mois. Pour l'économie du champignon cette période est du reste sans grande importance. Pour une telle opinion parle aussi le fait que l'intensité inégale des ravages de la rouille jaune sur le Blé d'automne en différents étés, années rouillées et années non rouillées, ne semble avoir aucun rapport direct à la présence plus ou moins abondante de la même espèce de rouille sur les brins à l'arrière-saison dernière. Cela ressort par exemple d'une comparaison entre l'année rouillée (1892) et l'année presque parfaitement non rouillée (1893). Aux arrière-saisons précédentes l'apparition de la rouille avait été la suivante (Eriksson et Henning, I, 147) :

	Parcelles examinées.	Degrés de l'intensité de la rouille. 1	2	3	4
En 1891, 27 octobre.	90	3,7 p. 100	53,7 p. 100	13,0 p. 100	29,6 p. 100
1892, 17 octobre.	129	25,6 —	39,5 —	14,0 —	170,0 —

Sans aucun rapport avec l'éruption de la rouille à l'arrière-saison, les ravages réels du champignon, c'est-à-dire sa *phase d'évolution principale*, commencent à la *mi-juin* et continuent jusqu'*au milieu ou à la fin de juillet*. Cette période monte ainsi à un ou deux mois et est par conséquent de la même durée à peu près que la phase proleptique du champignon sur le brin d'automne.

Toutes ces deux apparitions de la maladie sont indépendantes l'une de l'autre. Elles sont toutes deux précédées par un temps d'incubation assez considérable, s'élevant, pour l'éruption proleptique, à cinq ou six semaines, à compter de l'ensemencement, et pour l'éruption principale, à six ou huit semaines, à partir de la formation des nouvelles pousses au printemps. Cette durée considé-

rable de l'incubation porte à croire que l'origine de la maladie ne peut pas être une contagion d'uredospores. Au contraire, la source de la rouille doit être un germe de maladie demandant un temps de maturation plus long que ne le fait un mycélium, né par une telle contamination.

En considérant ces faits, nous ne pouvons guère admettre à la rouille jaune du Blé d'automne une *vie mycélienne* plus longue qu'à la rouille noire de l'Avoine. La durée n'en est que *de un et demi à deux mois*, et cette période de la vie du champignon tombe *en partie à l'arrière-saison* (d'octobre à novembre), pour les feuilles qui se développent alors, et *en partie en été* (de juin à juillet), pour les parties du pied qui s'épanouissent à cette époque. Les deux périodes mycéliennes présentent pourtant entre elles une différence, se manifestant parce que le mycélium, pendant la première période, ne produit que des uredospores, mais, pendant la seconde, d'abord des uredospores et ensuite des téleutospores. C'est pourtant là une différence qui peut très bien être causée par le temps bien inégal qu'il faisait durant ces deux périodes.

Si l'on se présente la chose ainsi que nous venons de le faire, il n'est plus si difficile de mettre d'accord la manière dont la rouille jaune se développe sur le Blé d'automne d'un côté et sur le Blé de printemps et l'Orge de l'autre. La différence est alors réduite à la disparition — toute naturelle du reste — de l'éruption proleptique du champignon dans les variétés printanières. A d'autres points de vue l'analogie est parfaite, car la durée de l'incubation est de quatre à six semaines, et la période mycélienne est semblable à celle en été sur le Blé d'automne et en outre longue de un mois et demi, à peu près.

La faible apparition de la rouille noire qu'on remarque quelquefois à l'arrière-saison, après un temps d'incubation assez considérable, serait alors à regarder, elle aussi, comme un cas de prolepsis. Sans doute on doit alors attribuer l'intensité inégale des attaques proleptiques quand il s'agit de l'une ou de l'autre forme de rouille à ce que les deux champignons ont des qualités différentes. L'apparition plus intense de la maladie lorsqu'il s'agit de la rouille jaune peut très bien être en rapport avec le développement plus rapide, sous presque tous les rapports, qui caractérise ce champignon et qui s'annonce par une apparition plus hâtive de la maladie au printemps, par des ravages plus précoces et ensuite par une faculté germinative des teleutospores, arrivant à une époque moins avancée de l'année. Certainement ce développement plus rapide doit aussi, à son tour, prouver qu'il y a dans le mycélium de la rouille jaune une vitalité

interne plus grande que dans celui de la rouille noire. Pour la rouille jaune la germination des uredospores est bien plus capricieuse que pour la rouille noire et par conséquent la faculté de ses spores de transmettre la maladie de pousse à pousse moins grande quand il s'agit de cette première forme de rouille que lorsqu'il est question de cette dernière. Or, cette infériorité du champignon de la rouille jaune doit être compensée par la vitalité plus grande de son mycélium, chose dont nous avons parlé tout à l'heure.

Enfin, une question nouvelle se pose. Quelle est la nature du germe de maladie donnant naissance aux premières pustules d'Uredo apparaissant en juin sur le Blé d'automne? Il est le plus naturel de se figurer ce germe sous la forme d'un mycélium intercellulaire parcourant le pied, monté en épi, tout entier. Au mois de mai et au commencement de juin, nous avons, bien des fois, examiné au microscope les gaines, les limbes et les entre-nœuds des variétés de Blé les plus disposées à la rouille jaune. Comme lorsqu'il était question de la rouille noire de l'Avoine, ces examens ont pourtant toujours donné des résultats négatifs. *Dans aucun des tissus des organes examinés, nous avons découvert la première trace d'un tel mycélium immédiatement avant l'éruption des pustules, et alors même cela n'a été que dans le contour immédiat de ces pustules.*

La vie mycélienne de la rouille jaune en été dans l'intérieur du pied de Blé d'automne ne peut ainsi commencer que vers le commencement ou le milieu du mois de juin.

e. *Faiblesse de la théorie d'un mycélium intercellulaire comme source interne de maladie.* — Tous les efforts, faits jusqu'ici dans le but de découvrir et de suivre au microscope la végétation d'un mycélium parcourant la tige et les feuilles du pied hospitalier pendant les quatre à cinq semaines qui précèdent l'éruption du champignon en été, ont été on vain. Puisqu'il en est ainsi, il nous devient presque impossible de persister à considérer un tel mycélium comme la source interne de l'apparition de la rouille sur les céréales. Il est vrai qu'il y a toujours à objecter à cela que les examens microscopiques n'ont pas été faits sur des séries de coupes et qu'il se pourrait ainsi qu'il y eût dans les feuilles et les pailles examinées une formation de mycélium ayant échappé à notre attention. Le grand nombre de résultats négatifs donnés par ces examens, nous rend pourtant une telle supposition si peu probable qu'on ne peut guère tenir compte de l'objection de tout à l'heure. En considérant le grand nombre de résultats négatifs donnés par ces examens, nous ne pouvons que trouver une telle supposition très peu probable.

L'objection de tout à l'heure ne mérite ainsi presque point d'attention.

Il est aussi à remarquer que, dans les céréales d'automne ayant survécu à l'hiver, les feuilles les premières attaquées pendant la période de ravages qui a lieu en été sont, à peu d'exceptions près, des feuilles toutes nouvelles, n'ayant point vécu à l'automne dernier sous la forme de feuilles toutes développées portant des pustules de rouille et cachant ainsi dans leur intérieur un mycélium. Il est toujours vrai que la première phase de ces jeunes feuilles doit avoir existé, l'année précédente même, dans le sommet de la tige bien couvert, mais, en tout cas, ce n'est qu'au printemps qu'elles se sont élevées comme de vraies feuilles au-dessus des touffes d'herbes survivantes. L'éruption de la maladie à l'arrière-saison est ainsi, en réalité, à considérer comme un cas de prolepsis n'ayant aucun rapport à la période de ravages principale se produisant l'été suivant.

B. — Groupes de spores à la surface des grains ou dans leur intérieur comme source de maladie.

Quelquefois on a trouvé des grains portant de la rouille sous la forme de groupes de spores sur les bâles — tant à la face extérieure qu'à la face intérieure — ou dans la couche superficielle du grain proprement dit.

Sous ce rapport nous voulons surtout citer les *groupes d'uredospores et de téleutospores de rouille jaune* (*Puccinia glumarum*), qui, en Suède, se rencontrent, en années fort rouillées, dans des grains de Blé et d'Orge. Comme des descriptions détaillées et des figures représentées autre part (Eriksson et Henning, I, 199, etc., tabl. IX, fig. 101-107) le mettent en évidence, ces groupes de spores se trouvent *dans le péricarpe du grain*. Pour commencer, c'est-à-dire tant que le grain est encore tout jeune, les spores naissant ici ne sont que des uredospores. Comme dans les autres parties de la plante nourricière, les téleutospores prennent pourtant sous peu la place des uredospores, et voilà pourquoi on trouve dans les grains mûrs des téleutospores en très grande abondance. Ces spores restent néanmoins toujours couvertes par la couche de cellules extérieure du grain de même que les groupes de téleutospores de cette forme de champignon qui se trouvent sur la tige et sur les feuilles sont mises à l'abri par l'épiderme qui couvre ces organes.

D'un autre côté, il est encore incertain que les diverses formes de la rouille noire puissent également donner naissance à des groupes

de spores dans les grains. Il est vrai qu'on trouve assez souvent dans toutes nos céréales *des pustules du Puccinia graminis sur les bâles*, tant à la face extérieure qu'à la face intérieure. Or, lorsqu'il s'agit du Seigle et du Blé, les bâles n'accompagnent pas les grains à l'ensemencement, et en outre il n'est que peu probable qu'on se serve souvent, pour semence, de grains d'Orge et d'Avoine portant à la surface des pustules bien nettes. Par conséquent nous ne pouvons guère, lorsque la propagation de la rouille noire par la semence est mise en question, attribuer à ces bâles rouillées une importance plus grande qu'à des feuilles et à des pailles envahies par la maladie. Si une telle propagation est vraiment convenable et que le germe de maladie existe alors sous la forme de groupes de spores, ces groupes doivent se trouver dans le grain proprement dit, ou bien sur sa surface, ou bien cachés dans son intérieur.

S'il faut en juger par les recherches exécutées jusqu'ici, il doit être très rare de trouver des groupes de spores de la rouille noire dans le grain, reste même à savoir si jamais on a pu en constater la présence avec certitude. Le seul exemple que nous en ayons rencontré dans la littérature est celui observé en Angleterre, en 1885, par W.-G. Smith (III, 245). Déjà dans ce qui précède (t. XIV, p. 10), nous avons parlé de ce cas où Smith a découvert dans des grains d'Avoine des groupes de téleutospores de la rouille noire situés dans la couche de cellules contiguë à celle des cellules de gluten.

Des figures représentant des grains de Blé qui, par l'influence de la rouille noire, sont devenus fort ratatinés, nous sont fournies en 1892 par A. Barclay (II, tabl. 316) des Indes, et en 1899 par M. A. Carleton (II, 59) de l'Amérique du Nord (Kentucky). Dans aucun de ces deux cas, on ne dit pourtant qu'il y a eu des groupes de spores à la surface ou dans l'intérieur de ces grains ratatinés. Pour ma part, j'ai eu l'occasion d'examiner en Suède des grains de Blé qui ont été, par l'envahissement de la rouille noire, aussi ratatinés que ceux récoltés aux Indes et ceux recueillis en Amérique, mais jamais je n'ai pu découvrir en eux de traces de spores.

Dans des grains d'Orge et de Blé, on a ainsi trouvé — quoique seulement en années fort rouillées et dans des variétés très disposées à la rouille jaune — des groupes de spores de cette forme de rouille. Quant à la rouille noire, au contraire, c'est à peine si l'on a réussi une seule fois à démontrer l'existence de groupes de spores dans les grains. Or, si les circonstances se produisent vraiment telles que nous venons de les signaler, on ne peut guère, dans la présence de ces groupes de spores, voir un agent de bien haute

importance pour l'existence du champignon en question. Au contraire on doit regarder ces spores comme *un excès de production anormal* ayant lieu de temps en temps, mais *n'ayant aucune importance pour le champignon lui-même* au point de vue pratique. En faveur d'une telle opinion nous pouvons alléguer encore plusieurs faits. Nommons, par exemple, ce que cette formation de spores ne se produit que dans la forme de rouille (la rouille jaune) dont le mycélium est le plus vigoureux, et même dans cette forme-ci seulement sous les conditions les plus favorables au développement du champignon (en années de rouille jaune et dans des variétés très disposées à cette forme de maladie). Une autre circonstance parlant pour cette théorie est celle qui suit. Les groupes de spores en question ne contiennent, au commencement, que des uredospores, forme dont l'existence, sous les conditions nommées, est à regarder comme tout à fait manquée. C'est que ces spores ne parviennent jamais à sortir en plein air et qu'elles n'ont ainsi jamais aucune occasion de remplir les fonctions qui, naturellement, sont à leur charge.

Enfin il faut aussi remarquer que dans les essais de cultures en plein champ, exécutés au Champ d'Expériences dans le cours des années avec des grains contenant de tels groupes de spores et des grains qui n'en ont montré aucune trace, on n'a jamais réussi à découvrir une inégalité entre les pieds qui s'en sont développés, ni au sujet du moment de la première éruption du champignon, ni au point de vue de l'intensité du développement continué de la maladie.

Toutes ces raisons motivent parfaitement la conclusion suivante : *Le germe interne de maladie*, que tant d'observations faites à l'état spontané et tant d'essais de cultures isolées font soupçonner, *ne peut pas consister en des groupes de spores se trouvant à la surface des grains ou dans leur intérieur.*

C. — État mycoplasmatique intracellulaire comme source de maladie.

a. *Examen microscopique des premières taches de pustules d'Uredo et exposition de la théorie d'un état mycoplasmatique latent du champignon fondée sur cet examen.* — On a voulu attribuer la première apparition en été des pustules de la rouille dans les variétés d'automne et de printemps à l'intervention de matières contagieuses (spores) qui, immédiatement avant l'éruption du cham-

pignon, ont dû se trouver aux environs, ou à un mycélium parcourant peu à peu le pied tout entier. Or, tous les essais d'expliquer de cette manière l'origine de la première apparition de la maladie se sont montrés infructueux. Dans cet état des choses nous n'avons eu qu'à choisir un autre point de départ pour découvrir, si faire se pouvait, la trace de cette éruption de maladie si mystérieuse. Par conséquent, nous avons commencé à examiner au microscope les toutes premières taches de pustules dans leurs plus jeunes phases d'évolution. Peut-être pourrait-on de là arriver, peu à peu, à trouver la source de l'apparition de la maladie.

Il était assez clair quelles matières il fallait choisir pour ces investigations. De ce que nous venons de produire, il ressort évidemment que le germe de maladie doit, dans la rouille jaune, être doué d'une vitalité interne plus grande que dans la rouille noire, du moins chez nous aux environs de Stockholm. S'il en est vraiment ainsi, il résulte que les feuilles de Blé d'automne — d'une variété fort disposée à la rouille jaune — sur lesquelles on aperçoit, au mois de juin, les premières taches de pustules de la rouille jaune doivent être les meilleures à ce sujet. De ces feuilles de Blé ce sont justement les parties des tissus cellaires formant la continuation immédiate des raies de pustules récentes qui doivent contenir les toutes premières phases d'évolution du champignon, si tant est qu'on puisse vraiment espérer de les trouver quelque part. C'est pendant ces premiers actes du développement que le champignon est en train de produire les couches sporifiques desquelles naîtront les spores qui vont perforer les tissus cellulaires de la feuille pour ensuite donner naissance aux pustules.

Comment les choses se passent-elles donc dans ces parties des tissus cellulaires ? Un examen microscopique de ces organes nous a donné le résultat suivant.

Regardons, pour commencer, des feuilles de Blé de Michigan Bronce et de Horsford se trouvant dans la première phase de maladie. Nous voyons alors que *dans la continuation immédiate des raies de pustules*, à une distance de 5 à 10 millimètres de la pustule extrême, il y a, surtout sous l'épiderme supérieur, des cellules chlorophylliennes qui renferment — excepté les éléments ordinaires, comme par exemple le protoplasma, le noyau et la chlorophylle — *une sorte de corpuscules spéciaux* (Pl. V, fig. 1). Ces corpuscules flottent *dans le protoplasma de la cellule* et y ressemblent au point de vue de la consistance. Ils sont d'une forme irrégulière, le plus souvent un peu recourbés, simples ou ramifiés ; dans chaque cellule ils sont solitaires ou réunis. Quelques-uns paraissent flotter librement dans la cellule, d'autres ont atteint la paroi par un de ses

bouts ou, s'ils sont ramifiés, par plusieurs bouts, l'ont perforée et ont émis au dehors un filament mycélien intercellulaire.

Dans des feuilles de la race australienne de la variété d'Orge appelée le Skinless (*Hordeum vulgare* var. *cornutum*), envahies par la même forme de rouille (*Uredo glumarum*) dans la phase de développement correspondante, nous avons aussi trouvé des formations d'aspect analogue (Pl. V, fig. 2) dans la continuation immédiate des raies de pustules. Dans la race africaine (Pl. V, fig. 3) de la même variété d'Orge nous en avons aussi trouvé dans le voisinage immédiat des premières pustules de l'*Uredo graminis*.

Pourtant il n'était pas possible de découvrir ces corpuscules, sans employer des réactifs, sans doute à cause de l'abondance considérable de granules de chlorophylle flottant dans le protoplasma et en outre, puisque leur contenu offrait à l'œil la même consistance que celui-ci. Ce n'est qu'après avoir traité les sections avec des réactifs qui les rendent transparentes et qui les colorent qu'on est venu à bout de discerner ces corpuscules. Le traitement que j'ai trouvé le meilleur pour les rendre bien visibles est celui qui suit. Des sections très minces, faites à la main dans de la moelle de sureau, sont d'abord plongées, durant cinq minutes, dans de l'alcool, et ensuite pendant deux à cinq minutes — à varier selon l'épaisseur des sections — dans une solution d'hématoxyline alcoolique de 3,5 p. 100. Après cela elles sont lavées, durant trois à cinq minutes, dans une solution d'alun de 2 p. 100 et sont enfin mises dans une goutte de glycérine pour être ensuite examinées au microscope. Par l'influence des réactifs les corpuscules ont à ce moment-là pris une couleur violette assez marquée.

Si la coupe avait touché trop près de la pustule extrême de la raie, on y trouvait un mycélium intercellulaire, évidemment en train de former la couche sporifère qui produira les spores et déjà si ramifié que les corpuscules spéciaux n'étaient pas discernables. Si, au contraire, elle avait été faite trop loin de la pustule en question, on ne pouvait pas découvrir, dans les cellules, d'autres formations que celles qu'on y trouvait d'habitude.

Les corpuscules spéciaux seraient-ils par hasard — voilà la question que je me suis posée en les observant pour la première fois pendant l'été 1893 — seraient-ils *la forme primordiale d'un mycélium* et aurait-on par cela trouvé le mot de toutes les énigmes que nous offre la nature mystérieuse de la rouille et qui ont paru inexplicables aux investigateurs de notre temps aussi bien qu'à ceux des temps passés? Plus j'ai examiné de coupes et plus j'ai approfondi cette question et cherché à comprendre et expliquer, par elle, toutes les

observations faites à l'état spontané dans le cours des années, d'autant plus j'ai été amené à considérer une telle supposition bien fondée.

Ainsi j'ai édifié la théorie suivante. Comme je n'ai pas pu découvrir plus tôt dans les cellules ces corpuscules spéciaux que je viens de décrire et puisqu'en certains cas ceux-ci ont paru flotter dès leur première apparition même — ainsi probablement pendant les toutes premières phases de la maladie — librement dans le protoplasma de la cellule, on ne peut pas supposer qu'ils sont provenus du dehors. Au contraire, ils doivent être *nés*, pour ainsi dire, *dans le protoplasma lui-même* de la cellule. Au temps où nous sommes il n'est pourtant pas possible d'admettre une *generatio æquivoca*. Comment en ce cas expliquer leur présence? A vrai dire, nous n'avons qu'à nous figurer le germe d'où ils sont nés comme vivant ci-devant dans le protoplasma de la cellule sous une forme que nos yeux sont encore incapables de discerner. Par cela j'ai été amené à la supposition d'un état de symbiose auquel j'ai donné le nom de *mycoplasma-symbiose*. Je ne veux point nier la possibilité qu'il ne puisse arriver un jour où la science microtechnique aura atteint un plus haut degré de perfection et où nous pourrons aussi nous servir de méthodes microchimiques encore meilleures que celles qui ont été à notre disposition. Peut-être sera-t-on alors capable de réduire ce que j'ai appelé *mycoplasma* en deux organismes, différents au point de vue de la morphologie. Admettons donc, jusqu'à ce qu'un tel moment soit arrivé, la dénomination employée ici.

Pour combien de temps ce *germe mycélien* tenu — s'il est donc de cette manière-ci qu'il faut regarder les corpuscules en question — flotte-t-il librement dans la cellule? C'est là une chose sur laquelle je n'ose pas encore m'exprimer définitivement. Tout de même, nous voulons faire remarquer assez souvent des cellules, contenant des germes mycéliens libres, contiguës à des cellules où ces germes ont atteint la paroi, l'ont perforée et ont émis au dehors un filament mycélien. En outre — et cela surtout quand il est question de la rouille jaune — l'éruption des pustules est quelquefois presque brusque et en outre l'accroissement de chaque pustule tout à fait frappant. Toutes les circonstances que nous venons de signaler portent à croire que le protoplasma du champignon se sépare de celui de la cellule d'une manière très subite et qu'en outre le germe mycélien se développe très rapidement après que cette séparation a eu lieu. Le temps qui s'écoule entre la séparation du germe mycélien d'un côté et la formation proprement dite du mycélium de l'autre est peut-être à compter en heures, et sans doute il ne faut

que quelques jours pour que les pustules ouvertes apparaissent.

A l'appui d'une telle supposition nous pouvons encore apporter le fait suivant. Même en observant très scrupuleusement, jour après jour, toute une parcelle d'essai portant du Blé de Michigan Bronce ou de Horsford, pendant la ou les premières semaines de l'éruption de la maladie, on ne trouve pas trop de feuilles à taches claires qu'on puisse soupçonner de cacher un mycélium de la rouille jaune, en train de donner naissance à des taches de pustules. Car, ou bien de telles taches bien nettes, à pustules partiellement ouvertes, ont déjà apparu, ou bien les feuilles sont toutes entières d'un vert foncé et ne montrent aucune tache claire.

Dans la rouille noire la chose semble se produire un peu différemment. Même plusieurs jours avant qu'aucune pustule de cette forme ait apparu sur un pied, on peut, et surtout au début de la période des ravages, y trouver des taches claires aux endroits mêmes où les pustules vont ensuite se montrer. Il est du reste à remarquer que de toutes les formes de rouille attaquant les Céréales on voit toujours les premières pustules apparaître sur les parties vigoureuses de la plante et nullement sur celles qui sont faibles et languissantes.

Aussitôt que le germe mycélien a atteint la paroi de la cellule, l'a perforée et a émis au dehors un filament mycélien intercellulaire, le champignon est entré dans son *état mycélien*. Une fois qu'il y est entré les pustules ne tardent pas à apparaître. C'est au bout de quelques jours — dans nos Céréales sans doute après une semaine environ — que nous pouvons remarquer les premières pustules ouvertes.

Suivant cette manière d'envisager la chose, on devrait dans les formations que depuis longtemps on connaît sous le nom de *suçoirs*, et qui dans ces taches de pustules primaires se rencontrent en si grande abondance, voir, tout simplement, des restes du germe mycélien, laissés dans le lumen de la cellule après la perforation de la paroi par le germe mycélien. La riche ramification de ces suçoirs doit alors être causée par le processus osmotique qui doit se produire ici en vue de donner au mycélium intercellulaire toutes les substances nutritives qu'il lui faut pour pouvoir produire en très peu de temps — en quelques jours seulement — des pustules ouvertes à spores fort nombreuses. Dans ce cas il faudrait ainsi considérer ces suçoirs comme des restes de germes mycéliens et nullement comme des formations secondaires ayant pénétré du dehors. Comment il en est avec des suçoirs d'un mycélium né d'une autre manière, c'est-à-dire d'une inoculation au moyen d'æcidiospores ou d'uredospores, si, après tout, il y a des suçoirs pour un tel mycélium, c'est là une tout autre question.

Telle est en quelques traits courts et rapides l'opinion que je me formai déjà pendant l'été 1893 pour parvenir à mieux comprendre et expliquer toutes les expériences faites jusque-là au sujet de la rouille des Céréales. Dans le cours des années qui se sont écoulées depuis lors j'ai aussi trouvé toutes mes nouvelles observations appuyer cette opinion.

En grands traits cette nouvelle opinion fut, pour la première fois, livrée à la publicité au commencement de l'année 1897 (Eriksson, XI, XII). Après ce temps-là nous avons plusieurs fois touché à ce sujet dans les ouvrages postérieurs (Eriksson, XVII, XXII, etc.). En plusieurs endroits à l'étranger (en Allemagne, en Hongrie, aux États-Unis et en Angleterre) on s'est occupé à éprouver cette théorie, et ces essais ayant donné des résultats qui, selon les apparences du moins, sont en opposition avec ceux que j'ai obtenus, on s'est mis à mettre en doute la rectitude de mon opinion. En les observant de plus près et avec plus d'attention, on va pourtant trouver que les résultats de ces recherches ne prouvent pas ce qu'ont cru ceux qui ont entamé les essais, mais qu'ils laissent, au contraire, la rectitude de la nouvelle théorie toujours en suspens. Plus tard je veux revenir à ces recherches spécialement.

b. *Y a-t-il dans d'autres champignons parasites un état analogue à celui que nous avons admis pour les formes de rouille attaquant les Céréales?* — Il est tout naturel que j'aie fait des tentatives pour trouver dans les ouvrages qui, relatifs à la mycologie, ont été publiés jusqu'ici quelques cas de symbiose comparables à celui que nous venons de signaler pour les formes de rouille attaquant les Céréales. Aussi ai-je cru en trouver un dans le parasitisme de deux Chytridinées, le *Rozella* et le *Woronina*, vivant sur des Saprolégniées. Le parasitisme de ces champignons a été découvert par M. Cornu (I) en 1872 et ensuite étudié d'une manière plus approfondie par M. A. Fischer (I) en 1882. Une ou plusieurs spores de *Rozella* percent la paroi d'une cellule de *Saprolegnia* et pénètrent dans son intérieur. Une fois introduites dans le protoplasma de la cellule nourricière, ces spores ne sont visibles que pendant quelque temps. Sous peu elles semblent avoir perdu leur individualité et s'être dissoutes dans le plasma de la cellule. Cela fait, le filament se renfle au sommet et se divise par des cloisons transversales en un grand nombre de petites portions qui se recouvrent d'une membrane et forment autant de sporanges de Chytridinées. Si 1 seule spore de *Rozella* était entrée dans le filament de *Saprolegnia*, il y a 2 à 14 sporanges qui s'y produisent. Si, au contraire, 4 spores y avaient pénétré, le nombre des sporanges peut s'élever jusqu'à 21. Le temps

qui s'écoule entre la pénétration des spores et la formation des sporanges est de soixante à quatre-vingt-dix heures. Quant aux spores de repos la *Rozella* semble en produire seulement sous la condition qu'un très grand nombre de spores aient pénétré dans le filament de *Saprolegnia*, mais, même en ce cas, le *Rozella* perd, pour quelque temps, son individualité. Le *Woronina* se comporte de même.

Ce que nous venons de signaler montre ainsi, qu'après avoir pénétré dans la plante hospitalière, un champignon parasite peut être, pour quelque temps, c'est-à-dire durant soixante à quatre-vingt-dix heures, mêlé au protoplasma de celle-ci dans un état de symbiose si intime qu'il semble, à en juger par les examens microscopiques du moins, avoir perdu son individualité morphologique. A coup sûr c'est là un développement analogue à celui que nous avons adopté tout à l'heure pour les champignons de la rouille des Céréales, est-il même d'une plus courte durée et pour cela ainsi, qu'à cause de la structure beaucoup plus simple de la plante hospitalière, plus facile à démontrer.

Or, si cela arrive dans des plantes de structure morphologique plus simple — et dans la littérature on ne semble pas mettre en doute les énoncés de Cornu et de Fischer (comparer par exemple de Bary, V, 424) — pourquoi serait-il absurde de supposer que la chose pourrait se passer de même quand il s'agit du parasitisme entre un champignon de rouille et la plante hospitalière sur laquelle vit celui-ci ? Le cas cité tout à l'heure a mis en évidence que le parasite peut, au moyen de quelques spores ou même quelquefois à l'aide d'une seule spore, pénétrer dans la plante hospitalière pour y vivre durant quelque temps (soixante à quatre-vingt-dix heures) d'une vie latente et mycoplasmatique — employons ce nom jusqu'à ce qu'on ait réussi à démontrer une dualité morphologique — et ensuite apparaître de nouveau comme un organisme individualisé, séparé de la plante nourricière. Peut-être les sporidies des téleutospores d'une certaine forme de rouille peuvent-elles pénétrer directement dans les tissus cellulaires de la Graminée, se mêler avec le contenu plasmatique de celle-ci durant quelque temps (un à plusieurs mois), pour ensuite s'individualiser et apparaître sous la forme d'un mycélium qui, à son tour, donne naissance à des pustules d'Uredo. L'issue de quelques essais, faits pendant l'été 1893 dans le but de faire germer sur des feuilles d'Avoine des sporidies de la forme de la rouille à couronne qui attaque cette céréale, vient aussi, en quelque mesure, à l'appui d'une telle supposition. En ce cas la sporidie n'émettait pas, comme elle l'avait fait lorsque le substratum

avait été une feuille du *Rhamnus cathartica*, un tube proprement dit. Au contraire, elle déversait au dehors, d'un seul coup, tout son contenu coloré, et souvent cet acte paraissait en rapport avec la perforation de l'épiderme (Eriksson et Henning, I, 247; tabl. XII, fig. 142-*a*; comparer avec fig. 141).

Après tout, ce n'est qu'à l'aide de la supposition d'une telle inoculation directe de sporidies, qu'on pourrait expliquer, d'une manière satisfaisante, à quoi bon les différentes formes de la rouille des Graminées, surtout celles qui sont homoïques, produisent en général des téleutospores, et cela souvent même en fort grande abondance. Autrement la formation de téleutospores serait en bien des cas — c'est-à-dire lorsqu'il est question d'un champignon homoïque ou quand la plante hospitalière à æcidiospores d'une forme de champignon hétéroïque ne se trouve nulle part dans le voisinage — parfaitement inutile, ce qui dans la nature n'arrive que très rarement. Aussi est-ce sous cette supposition seulement qu'il nous devient enfin possible de donner une explication satisfaisante du fait suivant. Une forme de rouille dont il est de fait qu'elle peut être hétéroïque, comme par exemple le *Puccinia dispersa* sur le Seigle, n'apparaît pas moins abondamment ni moins vigoureusement aux endroits où l'état d'Aecidium ne se rencontre pas — comme il en est avec l'*Æcidium Anchusæ* aux environs de Stockholm — qu'aux localités où le même état apparaît en assez grande abondance, comme le fait en Scanie l'Aecidium nommé tout à l'heure.

Les tentatives infructueuses d'A. Nestler (I, 210; tab. XIII, fig. 7, *a a*) d'apprendre à connaître de quelle manière le champignon qu'on trouve presque toujours dans les fruits du *Lolium temulentum* est entré dans le cône végétatif de l'embryon du fruit amènent aussi la supposition d'un état mycoplasmatique latent.

Par leur dehors, aussi bien que par leur présence en tel ou tel cas, les germes mycéliens, décrits dans ce qui précède, présentent des ressemblances avec les formations dont on parle par-ci et par-là dans la littérature moderne sous le nom de *vibrioïdes*. W.-F. Swingle (I, 110) est le premier qui, en 1898, en fait mention. Il les trouvait dans les cellules de quelques Saprolégniées et Floridées. L'année suivante (1899) G. Lagerheim (I, 4 à 9) parle de vibrioïdes qu'il avait découverts dans l'*Ascoidea*. De la nature de ces formations on ne sait encore rien avec certitude. Selon Lagerheim elles seraient pourtant des organes, vivant ordinairement dans la cellule, organes qui, si elles ne sont pas parfaitement identiques aux Nématoplastes de Zimmermann, y ressemblent en tout cas beaucoup. Quant à ces Nématoplastes ils se rencontrent dans les cellules des

poils du *Momordica Elaterium* et dans les cellules du méristème de la racine du *Vicia Faba*. La mission de toutes ces deux sortes de formations est pourtant encore parfaitement inconnue.

c. *Durée de l'état mycoplasmatique dans les formes de la rouille jaune du Blé et de l'Orge.* — Si les choses se produisent telles que nous venons de les signaler, c'est-à-dire si le germe de maladie se trouve dans le protoplasma des cellules de la plante hospitalière, vivant là d'une vie latente, impossible à suivre ou même découvrir à l'aide des moyens optiques qui à l'heure actuelle sont à notre disposition, il est aussi à portée de supposer que ce germe de maladie vit dans la cellule et meurt avec elle. En d'autres mots, il continue à vivre aussi longtemps que le grain, la pousse, etc., qu'il habite.

N'y a-t-il pas donc — il y a bien lieu de poser cette question — quelques observations, faites à l'état spontané, qui appuient une telle supposition? Allons voir comment il en est!

L'automne 1891, nous organisâmes au Champ d'Expériences, dans une partie spéciale du champ cultivé, quelques essais avec des semences de différentes années de deux variétés de Blé très disposées à la rouille jaune, le Michigan Bronce et le Horsford. En faisant ces essais, on avait dans l'origine pour but de voir quelle importance il fallait bien attacher à une indication qu'on rencontre quelquefois dans la littérature, indication disant que le Blé de l'année passée serait, comme semence, à préférer à celui de l'année même. L'ensemencement eut lieu le 2 septembre dans des parcelles d'essais grandes de 4 mètres carrés et se fit de telle manière que le montre le tableau suivant :

Parcelle	1.	Blé de Michigan Bronce, semence originale, reçue d'Erfurt en 1888.			
—	2.	—	récolté au Champ d'Expériences en 1889.		
—	3.	—	—	en 1890, grains ratatinés.	
—	4.	—	—	—	grains non ratatinés.
—	5.	—	—	en 1891 (de la récolte de 1889).	
—	6.	—	—	—	(— 1890).
—	7.	Blé de Horsford, semence originale, reçue d'Erfurt en 1888.			
—	8.	—	récolté au Champ d'Expériences en 1889.		
—	9.	—	—	en 1890, grains ratatinés.	
—	10.	—	—	—	grains non ratatinés.
—	11.	—	—	en 1891 (de la récolte de 1889).	
—	12.	—	—	—	(— 1890).

Les parcelles où croissaient ces sortes étaient répandues parmi d'autres portant des variétés moins disposées à la rouille jaune.

A l'arrière-saison 1891 et à l'été de l'année suivante la rouille

apparaissait — essentiellement avec la même intensité sur toutes les semences — comme le montre le tableau XXXIII, ci-dessous.

Tabl. XXXIII. — **Uredo glumarum sur du Blé d'automne dont les semences résultent de différentes années.**

Nos des parcelles.	Age des semences.	Intensité de la rouille.								
		1891		1892						
				Sur feuilles et pailles.					Sur épis.	
		9 octob.	27 octob.	30 avril.	27 mai.	17 juin.	27 juin.	15 juill.	5 juill.	15 juill.
1	Au moins 3 ans....	4	4	0	0	2	4	4	0	4
2	2 ans..............	4	4	0	1	3	4	4	1	4
3	1 an...............	2	3	2	3	3	4	4	1	4
4	1 an...............	2	4	0	3	3	4	4	1	4
5	0 (nouvelle)........	3	4	0	1	2	3	4	0	4
6	0 —	3	4	2	3	4	4	4	1	4
7	Au moins 3 ans...	2	4	1	3	4	4	4	1	4
8	2 ans..............	2	4	1	4	4	4	4	1	4
9	1 an...............	1	3	1	4	4	4	4	1	4
10	1 an...............	2	3	1	3	4	4	4	1	4
11	0 (nouvelle)........	2	4	1	4	4	4	4	1	4
12	0 —	3	4	0	4	4	4	4	1	4

De ces deux variétés il semble que le Blé de Horsford (parcelles 7 à 12) est celui où la vitalité du champignon est un peu plus grande. Sur les brins d'automne celui-ci avait atteint à peu près le même degré de développement dans toutes les 12 parcelles. Or, l'année suivante, on remarqua, au printemps et au commencement de l'été, un développement moins vigoureux dans quelques-unes des parcelles qui portaient du Blé de Michigan Bronce, c'est-à-dire dans la première (de la semence originale), dans la seconde (de la première récolte faite au Champ d'Expériences) et dans la cinquième (d'une nouvelle semence produite de cette première récolte). Il est possible que cela dépende d'un affaiblissement successif de la vitalité du germe de maladie (mycoplasma) dans ce Blé. Mais il se peut aussi que l'hiver de 1891 à 1892, lequel avait été, surtout pour ces parcelles, très rude, soit en rapport avec cet état des choses. Les trois portions en question étaient situées côte à côte dans la partie la moins favorable du champ d'essais, et il est bien possible que l'abaissement de la force des pieds de Blé eux-mêmes ait été accompagné d'un affaiblissement du germe de la maladie.

Quoi qu'il en soit, nous pouvons tirer de ce qui précède la conclusion suivante. On a beau conserver une semence durant une ou

plusieurs années, pour tuer ainsi le germe de la maladie, car cela n'amène point le résultat voulu. La semence de l'année passée ne peut pas non plus nous donner de garanties contre l'envahissement de la rouille.

Quelques essais de cultures, exécutés au Champ d'Expériences l'été 1897 avec la race australienne de l'*Hordeum vulgare* var. *cornutum*, la semence résultant de différentes années, ont donné des résultats analogues. Cette année même nous semâmes, le 17 mai, dans le jardin d'essais en lignes parallèles, longues de 1 à 2 mètres et séparées l'une de l'autre par un tiers de mètre, des grains de cette variété d'Orge très disposée à la rouille jaune. En été, nous trouvâmes les lignes diverses envahies par la rouille de telle manière que le montre le tableau XXXIV ci-dessous.

Tabl. XXXIV. — **Uredo glumarum sur de l'Orge dont les semences résultent de différentes années (1897).**

Nos des lignes.	Semence		Faculté germinative des grains semés et vigueur des pieds (degrés : 0 à 4).				Degrés de l'intensité de la rouille.			
	Récoltée au Champ d'Expériences en	Age.	31 mai.	17 juin.	30 juin.	15 juill.	31 mai.	17 juin.	30 juin.	15 juill.
1	1889	8 ans........	0	0	0	0	.	.	.	.
2	1890	7 —........	0	0	0	0	.	.	.	.
3	—	7 —........	0	0	0	0	.	.	.	.
4	1891	6 —........	2	4	4	4	0	1	2	4
5	1892	5 —........	.	4	3	3	0	1	2	4
6	1893	4 —........	4	4	4	4	0	1	3	4
7	1894	3 —........	4	4	4	4	0	0	2	4
8	1896	1 an..........	4	4	4	4	0	0	2	4

Nous voyons ainsi que la rouille apparaissait dans tous les numéros d'essais où les grains avaient eu du pouvoir germinatif, l'âge de ces grains variant entre un et six ans. Le germe de maladie vivait aussi toujours dans ces grains et se développait en même temps que les plantes. Or, dans les grains qui avaient plus de six ans la faculté de germer n'existait plus. On peut donc conclure que le germe de maladie vit aussi longtemps que le grain lui-même, ce qui, du reste, ne paraît que tout naturel si l'on se figure ce germe de maladie comme mêlé aux cellules du grain lui-même et formant avec elles un mycoplasma.

d. *Durée de l'état mycoplasmatique des formes de rouille de quelques Graminées pérennes.* — Sur des mottes de Graminées vivaces, déplantées, comme rouillées, d'une contrée inculte, et mises en terre

dans le jardin d'essais, nous avons assez souvent trouvé la même forme de rouille, dont elles avaient été envahies dans le principe, continuer à y vivre année après année. Du moins on l'y a vue pendant les trois à quatre années suivantes sur les jeunes pousses récentes, indépendamment de ce qu'il y avait à une distance plus ou moins considérable une espèce de plante nourricière, connue ou au moins soupçonnée comme le porteur des æcidies du champignon en question. Il apparaissait aussi, tant si le champignon avait produit et des uredospores et des téleutospores que s'il n'avait donné naissance qu'à la première de ces deux sortes de spores. Il paraît pourtant que la vie n'est pas pour le champignon d'une durée aussi considérable que pour la motte sur laquelle il végète. Du moins, nous avons trouvé qu'il doit en être ainsi dans les cas où la motte a été déplantée de son habitat naturel. A proportion que les circonstances extérieures (d'insolation, de sol, etc.) dans la nouvelle localité sont inégales à celles qui s'étaient produites dans l'autre — de laquelle on l'avait prise — d'autant plus courte semble aussi devenir la vie du champignon.

Citons, dans ce qui suit, quelques exemples qui appuient ces énoncés.

Le 1[er] août 1894, nous plantâmes, dans le jardin d'essais du Champ d'Expériences, quelques mottes du *Calamagrostis Epigeios*, prises quelques jours plus tôt dans le port de Borgholm à Œland. Les mottes portaient en abondance une forme de rouille qui, par tout son extérieur, différait sensiblement de toutes les formes de rouille trouvées jusque-là sur cette Graminée. Aussi l'ai-je mise, l'année suivante, comme une nouvelle espèce, en lui donnant le nom de *Puccinia pygmæa*. L'année même (1894) où les pousses furent plantées dans le jardin d'essais, elles se montraient rouillées jusqu'au 21 novembre. En 1895, elles se montraient envahies de rouille, dans l'état d'Uredo seulement, dès le 9 juillet au 14 octobre (indemnes le 10 juin) ; en 1896 elles étaient rouillées entre le 20 juillet et le 29 octobre (indemnes le 19 juin) ; en 1897 on voyait sur elles de la rouille, dans l'état de Puccinia même, dès le 17 juin au 16 août. En 1898 enfin, elles se montraient rouillées dès le 22 juillet jusqu'au 29 septembre (indemnes le 14 juin). Or, en 1899, on ne pouvait découvrir sur les pousses aucune trace de rouille entre le 29 juin et le 28 août. Il paraît ainsi qu'en ce cas la durée de la vie du champignon a été de *cinq ans*.

Le jour nommé tout à l'heure, le 1[er] août 1894, on planta encore dans le jardin d'essais quelques mottes du *Brachypodium silvaticum*, prises elles aussi à Œland, quelques jours plus tôt, à un endroit

ombragé, tout près d'un chemin de bois menant de la ville de Borgholm à la ruine du vieux château située au voisinage. Les mottes étaient gravement envahies par l'*Uredo Baryi*, qui auparavant n'a jamais été trouvé au Champ d'Expériences. Sur ces plantes on observa de la rouille en 1894 jusqu'au 22 novembre, en 1895 dès le 9 juillet au 14 octobre (indemnes le 10 juin) et en 1896 dès le 10 septembre au 29 octobre (indemnes le 4 août). Pendant les années de 1897 à 1899, au contraire, on n'y trouvait aucune trace de rouille. Après la transplantation, le champignon aurait ainsi, en ce cas, vécu *trois ans*.

Le 30 avril 1891, nous avions ensemencé une petite portion du jardin d'essais de graines du *Phleum pratense*. Cette année-ci les pieds se tenaient parfaitement indemnes, mais, l'année suivante (1892), ils se montraient envahis de rouille, de la forme de *Puccinia Phlei-pratensis*, surtout comme Uredo, dès le 2 octobre au 30 novembre. La même forme de rouille fit sa réapparition en 1893 entre le 7 mai et le 16 août (indemne le 22 avril), en 1894 entre le 1[er] août et le 22 novembre (indemne le 16 juillet) et en 1895 entre le 29 août et le 14 octobre (indemne le 9 juillet). Les années suivantes, de 1896 à 1899, au contraire, les plantes restaient saines. En ce cas, le champignon a ainsi vécu *quatre ans*.

Tout de même, il y a des formes de rouille qui semblent encore plus sensibles aux changements des circonstances extérieures environnantes. Des pieds de l'*Anthoxanthum odoratum*, fort grièvement attaqués par l'*Uredo Anthoxanthi*, furent déplantés d'un chemin de bois, le 18 septembre 1895. Les plantes restaient rouillées pendant cette année même jusqu'au 14 octobre. En 1896, la même forme de rouille se montrait sur elles entre le 20 juillet et le 3 octobre (indemnes le 19 juin). Après ce temps-ci on n'a plus vu de rouille sur ces plantes. Aussi a-t-on, en ce cas, admis à la vie du champignon une durée de *deux ans*.

En 1891, des pieds du *Melica nutans*, fort gravement envahis par l'*Uredo coronata*, avaient été déplantés, le 12 octobre, d'un endroit très ombragé se trouvant dans l'intérieur d'une forêt, et avaient été mis en terre à une place bien ensoleillée. A la nouvelle localité la rouille était disparue dès l'année suivante même, pour ne plus jamais y apparaître de nouveau. A la première localité, cette Graminée portait pourtant, tous les ans, cette forme de rouille en grande abondance, mais seulement comme Uredo. La vie du champignon après la transplantation ne s'élevait plus ainsi à *une année* tout entière.

L'apparition du *Puccina coronifera* sur l'*Alopecurus pratensis*

semble surtout très caractéristique. Trois fois des mottes de cette Graminée, attaquées par la rouille à couronne, furent transplantées dans le jardin d'essais. La première transplantation eut lieu le 12 octobre 1891, les pieds transplantés résultant, en ce cas, d'un bord de fossé. En 1892 et en 1893 ces pieds restaient sains et ne montraient qu'en 1894 de la rouille à couronne. Alors cette forme de rouille envahissait les plantes entre le 17 septembre et le 4 octobre (indemnes le 4 août). En 1895 la même forme apparaissait de nouveau, bien que très rarement, le 30 août (indemne le 9 septembre), pour disparaître bientôt parfaitement. Le 24 septembre aussi bien que le 14 octobre il fut ainsi impossible de découvrir sur les plantes la moindre trace de rouille, et les années suivantes, de 1896 à 1898, elle ne venait plus du tout. — La seconde transplantation de pieds de la même Graminée eut lieu le 20 août 1893. Les pieds qui, en ce cas, étaient pris d'un bord de fossé à Rosendal, près Stockholm, ne restaient rouillés que l'année même de la transplantation. Après ce temps-là ils se sont toujours montrés indemnes. — La troisième transplantation se fit le 10 septembre 1894, les plantes résultant d'un fossé au Champ d'Expériences. Même en ce cas, les plantes ne portaient de rouille que pendant la première année. Dans la suite elles se sont toujours montrées saines.

Quand il est question de ces Graminées encore plus que lorsqu'il s'agit des Céréales, il est difficile d'expliquer l'apparition de la maladie, d'année en année, par une intervention de matières contagieuses du dehors. C'est que ces Graminées sont en général les seuls porteurs du champignon en question et qu'en outre cette forme de rouille ne produit que des uredospores. Il en est de même, si l'on veut attribuer l'éruption de la maladie à un mycélium pérenne se trouvant dans les pousses, car les nouvelles pustules n'apparaissent que bien avant dans l'été sur des pousses entièrement nouvelles. La seule explication vraisemblable est celle qu'il y a dans les Graminées vivaces un germe de maladie interne vivant d'une vie mycoplasmatique dans les bourgeons de la motte d'où sortent, au printemps, les nouvelles pousses. Quand il s'agit des Céréales, ce germe de maladie existe dans l'embryon renfermé encore dans le grain, puisque c'est ainsi que se propagent ces espèces de plantes.

Si cette supposition est justifiée, nous pouvons en conclure ce qui suit. L'éruption, année après année, d'un certain champignon sur une Graminée vivace doit prouver que l'*état mycoplasmatique* du champignon est, *dans les Graminées vivaces d'une durée bien considérable*, du moins autant qu'on laisse les plantes croître en

leurs habitats naturels. Une telle supposition est aussi la seule qui puisse élucider le fait que ces champignons continuent à exister. Si, au contraire, la Graminée est transportée à une autre localité où les circonstances d'insolation, de sol, etc., sont d'autres, l'équilibre entre la plante hospitalière et le parasite peut très facilement devenir troublé, chose qui amène la mort prématurée de ce dernier.

Quelques mottes de l'*Alopecurus nigricans* prises à Upsal le 22 octobre 1892, pour être transplantées au Champ d'Expériences se sont comportées d'une manière toute caractéristique. Au moment où elles furent plantées chez nous, elles se montraient parfaitement saines. En 1893, on trouvait sur elles de l'*Uredo* et du *Puccinia graminis* dès le 16 août (indemnes le 28 juin). En 1894, on y trouvait ces formes de rouille dès le 16 juillet (indemne le 22 juin). Cette dernière année on observa pourtant un peu plus en avant dans l'été, c'est-à-dire le 17 septembre, de l'*Uredo* et du *Puccinia coronifera* sur ces mottes. L'année suivante (1895) la dernière de ces deux formes prédominait absolument sur les plantes entre le 29 août et le 14 octobre (indemnes le 9 juillet), pour disparaître ensuite parfaitement pendant les années suivantes, de 1896 à 1899. Peut-être y aurait-il à dire là-dessus que les inégalités qui, au sujet de l'apparition de la rouille à couronne, se sont manifestées en différentes années pourraient être dues à une abondance inégale de matières contagieuses aux environs, à penser surtout au *Rhamnus cathartica*, plante qui est le porteur des æcidies de ce champignon. Sans doute une telle explication ne peut pourtant pas être la juste. Depuis le 2 octobre 1892, il y a dans le jardin d'essais, à une distance de 5 à 15 mètres seulement des mottes en question, de tels buissons en très grande abondance. En général ces buissons sont restés indemnes bien qu'il y ait eu, au voisinage immédiat, plusieurs Graminées portant la rouille à couronne, chose que nous avons signalée autre part (t. XIV, p. 96). La *périodicité* ne peut pas ainsi dépendre des conditions environnantes, mais doit, au contraire, être à attribuer à une qualité particulière du champignon lui-même.

Dans l'apparition du *Puccinia graminis* sur l'*Aira cæspitosa*, du *P. glumarum* sur le *Triticum caninum*, du *P. Milii* sur le *Milium effusum*, etc., on remarque aussi une périodicité semblable. Des mottes du *Triticum caninum*, fort envahies par le *Puccinia glumarum*, furent déplantées d'une forêt, le 11 août 1894, pour être plantées dans le jardin d'essais. En 1895, elles portaient encore cette forme de rouille en abondance, même aussi tard que le 14 octobre. Or, en 1896, on trouvait sur elles de l'*Uredo graminis*

bien abondant, dès le 20 juillet jusqu'au 29 octobre. Cette année-ci les plantes ne portaient aucune trace de rouille jaune.

Il en fut de même avec quelques pieds de l'*Elymus arenarius* pris, au mois de septembre de l'année 1894, dans le jardin botanique de Bergielund, pour être transplantés au Champ d'Expériences. A la transplantation les plantes portaient du *Puccinia glumarum* en abondance. La même forme de rouille apparaissait aussi sur ces plantes en 1895, entre le 24 septembre et le 14 octobre (indemnes le 29 août) et en 1896 jusqu'au 3 octobre. Ce jour-ci on observait pourtant sur elles du *Puccinia graminis* même, et cela encore assez abondamment (degré 2). L'année suivante (1897) cette dernière forme apparaissait en plus grande abondance que l'autre et finissait par la supplanter entièrement. Le 27 juillet on observait de la rouille noire en assez grande abondance et quelques traces de la rouille jaune; le 16 août la rouille noire avait atteint un développement bien remarquable (degré 4), tandis que de la rouille jaune on ne pouvait découvrir aucune trace. En 1898, la rouille noire apparaissait seule et en très grande abondance dès le 22 juillet au 11 octobre. En 1899, elle apparaissait de nouveau seule mais bien moins abondante, entre le 24 juillet et le 28 août.

Ce qui précède pourrait aussi venir à l'appui de la supposition suivante. Après avoir été, pendant un certain nombre d'années, fort grièvement envahi par une forme de rouille quelconque, un individu d'une certaine Graminée vivace entre, pour ainsi dire (Eriksson, XIX, 505) dans un *état d'immunité* à l'égard de cette forme de rouille. Pour cela, le même individu ne se trouve pas dans un état d'immunité contre d'autres formes de rouille, si, après tout, il y en a qui puissent attaquer les Graminées en question.

A ce propos il faut aussi faire attention à une autre forme de périodicité qu'on remarque dans les champignons qui attaquent certaines Graminées bisannuelles. C'est que ces champignons se montrent aussi *biennaux*, puisqu'ils ne développent, la première année, que de l'Uredo, mais la seconde du Puccinia aussi bien que de l'Uredo. On a observé qu'il en est ainsi avec le *Puccinia bromina* sur les *Bromus mollis* et *B. secalinus* (Eriksson, XXI, 272).

Dans le jardin botanique de Bergielund, nous avons remarqué quelque chose d'analogue dans une forme du *Puccinia coronata* sur le *Calamagrostis Epigeios*. Autre part cette forme de rouille a été mentionnée sous le nom de *Puccinia coronata f. sp. Epigaei* (Eriksson, XV, 304). L'été 1896, on y trouvait, dans une parcelle d'essais de plantation récente, cette forme de rouille en abondance excessive. Il y en avait des pustules d'Uredo, clairsemées, allongées

et d'un rouge orangé, rappelant, par leur extérieur, les pustules d'Uredo de la rouille à couronne de l'Avoine; de Puccinia il n'y avait au contraire qu'assez peu. L'année suivante, 1897, les mêmes plantes portaient des pustules d'Uredo extrêmement petites, en général longues de 1 millimètre seulement, situées les unes tout près des autres et couvrant la plus grande partie de la face supérieure de la feuille. Elles ressemblaient, cette fois-ci, au point de vue d'apparence, aux pustules d'Uredo des formes de la rouille à couronne qui attaquent d'autres espèces du genre *Calamagrostis*, par exemple, les *Calamagrostis lanceolata* et *C. phragmitoides*. En parlant de l'apparition du champignon, cette année-ci présentait pourtant, à encore un autre point de vue, une différence de l'année précédente. C'est que le champignon produisait cette fois du Puccinia en fort grande abondance, si grande même que sur maintes feuilles — y compris celles qui restaient encore vertes — toute la face inférieure était entièrement pleine de taches de Puccinia (1).

Comment donc expliquer le phénomène que sur les mêmes plantes la forme de rouille a apparu d'une manière tout inégale en 1896 et en 1897, — cette année-là des pustules d'Uredo clairsemées et pourtant nombreuses, mais très peu de Puccinia, cette année-ci des pustules d'Uredo nombreuses, petites et serrées, et du Puccinia en abondance excessive? Il est vrai qu'on trouvait, en 1896, sur les feuilles encore un champignon parasite, c'est-à-dire une forme du genre *Septoria*, qu'on n'y avait pas vu en 1897, et il se peut que cette forme de champignon ait aidé à évincer le Puccinia du champignon en question. A peine cela pourrait expliquer entièrement les faits signalés dans ce qui précède, car en dépit de la présence de ce *Septoria*, on remarquait, en 1896, un pouvoir d'évolution, se maintenant, point affaibli, même bien avant dans l'arrière-saison. Je crois que l'inégalité signalée est, en quelque mesure, due à une disposition interne du champignon de se développer, après la transplantation de la plante hospitalière, d'une manière un peu différente, de devenir, pour ainsi dire, bisannuel pendant les années suivantes.

e. *La prédisposition ou la résistance des diverses sortes de*

(1) Cette abondance successive de Puccinia nous fournissait les moyens de faire, au printemps suivant, quelques essais d'inoculation. Les résultats de ces essais ont mis en évidence que la forme en question est une forme à part, tout à fait différente de la forme de la rouille à couronne qui attaque les autres espèces du genre *Calamagrostis*. De ces essais je m'occuperai davantage autre part.

[illegible] à une certaine forme de rouille est-elle constante ou non?

Dans ce qui précède nous avons signalé les singularités, au point de vue biologique, que nous avons trouvées dans les formes de rouille qui apparaissent sur certaines Graminées vivaces. Nous avons ainsi parlé d'une périodicité tantôt assez longue, s'élevant à trois ou cinq ans, tantôt plus courte, montant à un ou deux ans, et suivie d'une période pendant laquelle les pieds se trouvent dans un état d'immunité contre la même forme de rouille. De plus nous avons parlé de la succession sur une même plante de différentes formes de rouille, avec ou sans intermission d'une ou de plusieurs années saines. En avant appris que la chose se présente ainsi dans les Graminées vivaces, nous ne pouvons que poser la question s'il en est de même dans nos Céréales. La manière de [illegible] contre une certaine forme de rouille qui caractérise telle ou [illegible] qu'elle [illegible] se montre comme une disposition [illegible] même une disposition toute faite à la forme en question [illegible] toujours [illegible] durant des dizaines d'années? Autrement dit, la prédisposition ou la résistance à une certaine forme de rouille qu'on remarque dans les diverses Céréales est-elle constante ou non? Évidemment la réponse à cette question est de la plus haute importance quand il s'agit de choisir un point de départ [illegible] pour des recherches continues poursuivies dans le but de se rendre maître de la maladie au point de vue pratique.

[illegible] rapport publié en 1895 (Eriksson, III, [illegible]) j'ai, en m'appuyant sur les faits étant alors sous les yeux, énoncé l'opinion [illegible] de résistance d'une espèce de Céréale contre une certaine forme de rouille serait à considérer comme constante. De nouvelles observations et des combinaisons poursuivies m'ont pourtant [illegible] de la rectitude de cette opinion et en voici ce qui [illegible].

[illegible] ainsi faire observer que les variétés de [illegible] se sont montrées [illegible] *[illegible]* [illegible] c'est-à-dire [illegible] de Horsford, de [illegible] Hard Winter sont toutes [illegible] l'heure actuelle, on sait avec certitude [illegible] Amérique du Nord [illegible] qui apparaît [illegible] Ce n'est qu'en [illegible] la rouille [illegible] congénitale,

mais doit, au contraire, être *acquise pendant la culture, en Europe* de cette Céréale.

Probablement, c'est en Allemagne déjà que cette prédisposition, a été acquise par les sortes, — les races de Blé de Horsford et de Michigan Bronce qu'on cultivait au Champ d'Expériences étaient reçues de Haage et Schmidt à Erfurt, — car même aussi loin au sud de l'Europe, qu'en Autriche et en Hongrie, c'est la rouille jaune qui est la forme la plus destructive du Blé (Hecke, I, 8; Zukal, I, 4). Pourtant il se peut bien que, par la culture de ces variétés aux environs de Stockholm, cette prédisposition ait été augmentée, car les circonstances extérieures qui s'y produisent semblent surtout faites pour favoriser le développement de cette forme de rouille.

A l'appui de la supposition que les sortes, même au moment où elles furent importées de l'Allemagne, possédaient une certaine prédisposition à la rouille jaune assez remarquable, nous pouvons alléguer plusieurs raisons. En 1888, on avait reçu d'Erfurt un échantillon de graines de Blé de Horsford et de Blé de Michigan Bronce. Une portion de cet envoi avait été semée et moissonnée, au Champ d'Expériences, en 1890 et en 1891. De ces grains enfin, moissonnés au Champ d'Expériences, on sema, en 1892, et reçut une récolte rouillée. Cette même année, on sema l'autre portion de l'échantillon envoyé d'Erfurt et eut une moisson également infestée.

En voici une autre circonstance parlant en faveur de l'invasion du champignon dans la Céréale en Allemagne. La première année qu'on cultivait ces deux variétés de Blé au Champ d'Expériences, c'est-à-dire celle de 1888 à 1889, la récolte de toutes les deux donnait pendant l'été et, plus tard, à l'automne de grandes espérances. Dans les notes tenues de cette culture on ne trouve aucune indication faisant allusion à une apparition de rouille plus remarquable. Ces notes nous apprennent, en outre, que l'une de ces deux variétés, c'est-à-dire le Blé de Horsford, était, le 19 juillet même, montée en épis très nourris et que le 27 du même mois il était bien mûr et presque parfaitement indemne. Les grains moissonnés et surtout ceux du Blé de Horsford étaient si beaux que j'en faisais même voir à plusieurs personnes comme preuve de la production du Blé d'automne au Champ d'Expériences. A la demande de quelques-unes de ces personnes — un agriculteur en Upland, un en Sudermanie, un autre en Scanie et encore un autre en Gotland — je leur envoyais aussi de petites portions de la récolte de ces deux sortes pour qu'on les mît à l'épreuve en ces différentes localités. De telles recherches y furent aussi faites, et dans le courant de l'été je recevais

ensuite, de la part de ces cultivateurs, des rapports qui ne pouvaient que me surprendre vivement.

De la part de l'agriculteur en Upland je reçus ainsi, le 24 juin 1890, une lettre dont voici un extrait : « Jusqu'ici les deux sortes de Blé (ceux de Horsford et de Michigan Bronce) que vous m'avez envoyées ont été les seules où l'on ait pu découvrir de la rouille, et c'est même d'une manière assez grave que la maladie a apparu sur elles ». Le cultivateur en Sudermanie m'écrivit, le 30 juin, ce qui suit : « Sur les deux sortes de Blé dont vous m'avez donné la semence, et surtout sur le Blé de Horsford, la rouille s'est développée en fort grande abondance et très rapidement. Les sortes sont semées sur un carré de jardin qui n'a jamais auparavant, autant que je sais, porté de Céréales. Il y a au voisinage un champ, portant du Seigle, mais jusqu'ici nous n'y avons pu trouver aucune trace de rouille. Sur le Blé poussant dans le grand champ cultivé ce n'est que ces derniers jours que nous avons pu découvrir quelques traces de rouille isolées et bien rares ». Le 7 juillet, le même cultivateur écrivit : « Dans les variétés gravement infestées, la rouille est montée jusqu'aux bâles enveloppant les grains. Dans le Blé de Michigan Bronce la maladie semble pourtant être sur son déclin ». Des renseignements semblables arrivèrent aussi de la Scanie et de l'île de Gotland. Dans ces provinces-ci les deux variétés étaient si gravement infestées qu'il fallait les moissonner prématurément, tandis que les autres sortes de Blé, croissant en ces localités, restaient indemnes ou très peu attaquées.

On ne peut pas bien mettre en doute que la maladie, dans les cas dont il est ici question, ait existé dans la semence elle-même, mais d'un autre côté il doit nous sembler bien curieux que celle-ci ait pu avoir l'air parfaitement sain et vigoureux tout en étant malade. En outre il faut ajouter que, pendant l'été 1889, on n'avait observé, au Champ d'Expériences, dans la récolte sur pied aucune éruption de rouille bien remarquable. Il est toujours vrai qu'à cette époque-là on n'avait pas encore commencé à s'occuper bien sérieusement d'investigations sur la rouille des Céréales. La rouille jaune n'était pas alors mise à part comme une forme distincte, et il se pourrait ainsi que cette forme-ci se fût vraiment rencontrée au Champ d'Expériences quoique nous ne l'ayons pas remarquée. Tout de même il n'est que peu probable qu'on eût pu manquer à observer la présence d'une forme de rouille aussi ostensible que la rouille jaune, surtout si elle avait paru d'une façon plus grave. Or ce qui est parfaitement sûr, c'est que les grains dont il s'agit ici étaient exemplaires. Pour ma part je ne peux trouver qu'une seule explica-

tion des faits curieux qui nous occupent maintenant. Les grains de ces deux sortes de Blé, semés aux endroits signalés et résultant de la moisson faite au Champ d'Expériences en 1889, ont dû être malades bien qu'on n'ait pas pu découvrir sur eux de traces de rouille. Qu'on n'ait trouvé de rouille sur cette récolte, c'est là une chose qu'il faut sans doute attribuer à ce que l'année en question avait été fort défavorable à l'évolution et à la maturation normales du champignon, défavorable à la transmission de celui-ci de l'état latent et mycoplasmatique à l'état visible et mycélien. Supposer que la prédisposition à la maladie que montre la semence serait acquise pendant la seule année (1888 à 1889) où les sortes ont été cultivées au Champ d'Expériences, cela serait aussi bien difficile. Au contraire, il est sans doute à supposer que le germe de la maladie est entré dans les variétés avant que nous les ayons reçues.

Certainement nous pouvons aussi supposer que c'est également en Europe qu'a été acquise la disposition à la rouille que montre l'*Hordeum vulgare* var. *cornutum*. Puisque cette variété d'Orge s'est surtout montrée fort disposée à la rouille en question, nous l'avons aussi employée dans un grand nombre des essais exposés dans ce qui précède. Comme nous l'avons raconté déjà autre part (t. XIV, p. 27), cette variété d'Orge avait été reçue en 1887 de la part de R. Schombourg à Adélaïde en Australie sous le nom de « Skinless ». Pendant l'été 1888 cette variété fut cultivée pour la première fois au Champ d'Expériences. Les notes prises de cette année-ci ne contiennent aucune indication sur l'apparition de la rouille dans la variété. Ce que nous apprenons par elles c'est seulement que cette variété était de toutes les Céréales cultivées dans le champ d'essais la première à mûrir. Quelques épis mûrs furent recueillis le 23 août, les autres le 6 septembre. L'année suivante (1889) on cultiva de nouveau cette variété dans le champ d'essais pour la moissonner, le 9 août, comme parfaitement indemne. Seulement en 1890 — la troisième année où l'on cultivait la sorte au Champ d'Expériences — on trouvait de la rouille en grande abondance sur les pieds, et cela le 3 juillet même. La maladie allait toujours en croissant de manière qu'on trouvait, le 16 août, non seulement les feuilles sèches, mais encore les gaines, les pailles et les épis entièrement pleins de rouille jaune. La moisson eut lieu le 11 septembre, ainsi au moins une semaine plus tôt que dans aucune autre parcelle d'Orge du champ d'essais. En 1891 — la quatrième année de la culture de cette sorte — les choses se produisirent presque de même. Cette année-là la sorte en question était développée et rouillée avant toutes les autres variétés d'Orge. Montée en épis le 4 juillet, elle portait même

en ce moment-là de la rouille très bien développée. Un mois plus tard, le 4 août, une portion de la récolte était prête à moissonner.

Depuis quand le champignon de la rouille jaune est-il possesseur de la variété d'Orge en question à un degré aussi considérable que les notes, tenues en 1890 et en 1891, le font savoir? Est-ce depuis les deux premières années (1888 et 1889) où elle a été cultivée au Champ d'Expériences que le germe de la maladie y vit, ou bien ce germe était-il dans la semence même lorsque celle-ci fut importée de l'Australie? Assurément c'est d'une variété d'Orge carrée septentrionale, cultivée simultanément dans le champ d'essais et portant en général, bien que moins abondamment, cette forme de rouille, que l'invasion de ce germe de maladie s'est produite. Que nous sachions, on n'a donc jamais trouvé de *Puccinia glumarum* en Australie (Eriksson, VII, 144 ; M'Alpine, II, 3).

Comment les variétés de Blé et d'Orge dont nous avons parlé dans ce qui précède sont devenues disposées à la rouille jaune, c'est là une question à laquelle nous ne pouvons pas encore donner une réponse définitive. Or, deux hypothèses peuvent être faites là-dessus. Ou bien le germe de la maladie a pénétré dans les nouvelles variétés au moyen d'uredospores. Ou bien la rouille s'est communiquée à ces sortes par les sporidies des téleutospores. Dans tous ces deux cas le champignon a été mêlé aux cellules de la plante hospitalière, dans un état de symbiose (mycoplasma-symbiose). Selon toute apparence, c'est la dernière de ces deux suppositions qui est la plus probable, car après avoir considéré la manière dont les uredospores propagent la maladie, nous ne pouvons que trouver la première des deux hypothèses peu vraisemblable. Comme nous le savons, les uredospores engendrent en général un mycélium fort limité qui, en très peu de temps, parvient à sa maturation. Par conséquent, il n'est guère admissible que ces spores-ci aient pu transmettre le champignon à l'état mycoplasmatique, état qui, certainement, est à la fois très répandu et bien longtemps latent.

S'il est vraiment ainsi que la prédisposition à la rouille jaune dans les Blés américains de Horsford et de Michigan Bronce, etc., aussi bien que dans l'Orge australienne de Skinless, est une qualité acquise pendant la culture des variétés en Europe, on a aussi bien lieu de se demander *si cette prédisposition maladive est un caractère constant* se conservant pendant une longue série d'années, ou si quelques années seulement peuvent apporter un changement sous ce rapport. Durant dix années, nous avons fait des recherches là-dessus et avons gagné les expériences que voici.

Occupons-nous, pour commencer, des deux variétés de Blé d'au-

tomne dont nous avons si souvent parlé dans ce qui précède, c'est-à-dire des Blés de Horsford et de Michigan Bronce. Depuis 1888 elles ont été cultivées chez nous tous les ans, et en général sur plusieurs portions d'essais, de manière que nous en avons reçu, somme toute, dix récoltes. Dans ces sortes-ci la prédisposition à la rouille jaune ne semble avoir subi aucune modification essentielle. Il est vrai que les récoltes des différentes années présentent entre elles d'assez grandes différences au point de vue de l'intensité de la rouille. Cela doit être à attribuer aux conditions météorologiques qui, en différentes années, se sont montrées tout inégales et qui ont fait d'un an une année fort gravement rouillée (R^3), d'un autre une année non rouillée (R^1), d'un troisième une année presque dépourvue de rouille (R^0), et cela de telle manière que le montre le tableau XXXV ci-dessous. C'est surtout dans les épis qu'on remarque de telles inégalités, et l'intensité de la rouille y a changé beaucoup, tandis que sur les feuilles et sur les gaines, la rouille n'a aucune fois, pendant ces dix dernières années, été au-dessous du troisième degré d'intensité (de la rouille assez abondante). Dans sept cas parmi dix elle y est même parvenue au maximum de son extension, c'est-à-dire au quatrième degré (très abondante).

Tabl. XXXV. — **Intensité de la Rouille jaune sur du Blé d'automne de Horsford et de Michigan Bronce au Champ d'Expériences de 1889 à 1899.**

Année de la récolte.	Intensité de la rouille — sur du Blé de Horsford.		Intensité de la rouille — sur du Blé de Michigan Bronce.		Degré total.	Année à regarder relativement à l'intensité de la rouille jaune sur des variétés de Blé en général, comme :
	Pailles.	Épis.	Pailles.	Épis.		
1889	?	?	?	?	? 1	? Année presque dépourvue de rouille.
1890	4	4	4	4	4	— fort gravement rouillée.
1891	4	0	4	3	2	— non rouillée.
1892	4	4	4	4	4	— fort gravement rouillée.
1893	3	0	4	0	1	— presque dépourvue de rouille.
1894	4	3	4	3	3	— peu rouillée.
1895	3	1	3	1	2	— non rouillée.
1896	3	1	3	1	2	— non rouillée.
1897	4	1	4	1	2	— non rouillée.
1898	4	2	4	2	2	— non rouillée.
1899	4	1	4	1	1	— presque dépourvue de rouille.

Pourtant, *nous ne pouvons découvrir dans les sortes citées du Blé un changement interne en vue de leur disposition à la rouille jaune.* Que les épis aient été si inégalement attaqués pendant les

différentes années — l'intensité de la rouille variant entre les degrés 0 et 4 — cela doit certainement être attribué à ce que la température, au mois de juin et au commencement de juillet, a varié beaucoup pendant ces années. Assez souvent on trouve ainsi que les épis sont restés indemnes (un cas), ou presque indemnes (cinq cas), quoique les feuilles et les pailles aient montré le quatrième (trois cas), ou le troisième degré (trois cas) d'intensité. Ainsi, il n'y a, à ce qu'il paraît, aucune raison de supposer que les dix dernières années aient apporté un changement essentiel à la disposition des sortes de Blé en question à la rouille jaune.

Lorsqu'il s'agit de certaines autres sortes de Blé, il est plus difficile de se former une idée exacte de la constance de cette disposition à la rouille jaune.

Sous ce rapport, il faut citer une variété de Blé amidonnier noir (*Triticum dicoccum* var. *atratum*), cultivée au Champ d'Expériences durant une dizaine d'années. La variété en question a été élevée d'un échantillon reçu de la part de F. Körnicke à Bonn en 1888. Pendant les dix dernières années l'intensité de la rouille jaune a été la suivante :

En 1890,	le degré	4	sur les pailles,	le degré	3	dans les épis.
1891	—	3	—	—	0	—
1892	—	4	—	—	3	—
1893	—	2	—	—	0	—
1894	—	3	—	—	0	—
1895	—	2	—	—	0	—
1896	—	2	—	—	0	—
1897	—	2	—	—	0	—
1898	—	3	—	—	0	—
1899	—	1	—	—	0	—

Il paraît ainsi que, dans le cours des années, la prédisposition à la rouille jaune, dans cette variété, s'est diminuée, en même temps que la prédisposition à une autre forme de rouille, c'est-à-dire à la rouille brune (*Puccinia triticina*), a montré une tendance à augmenter. La disposition à cette dernière forme de rouille montait ainsi en 1899 au degré 3, après n'avoir jamais surpassé auparavant le degré 2. Souvent on ne l'avait même observé du tout.

Dans quelques autres variétés de Blé, fort gravement envahies par la rouille jaune pendant les années de 1890 à 1900, j'ai cru remarquer un affaiblissement analogue de la prédisposition à la rouille jaune (Voy. le tableau XXXVI ci-après). En même temps, j'ai aussi observé, comme le tableau le met en évidence, dans certains cas, une certaine augmentation de la prédisposition à la rouille brune (*Puccinia triticina*). En 1896, année très favorable

TABL. XXXVI. — **Intensité de la Rouille jaune sur du Blé d'automne de Schœnrader, de Luleau et de Banater au Champ d'Expériences de 1890 à 1899.**

ANNÉE DE LA RÉCOLTE.	INTENSITÉ DE LA ROUILLE					
	SUR DU BLÉ DE SCHŒNRADER.		SUR DU BLÉ DE LULEAU		SUR DU BLÉ DE BANATER.	
	Pailles.	Épis.	Pailles.	Épis.	Pailles.	Épis.
1890............	4	3	.	.	.	.
1891............	2	0	3	0	.	.
1892............	4	3	4	4	4	4
1893............	0	0	.	.	.	.
1894............	1	0	2	0	2	0
1895............	0	0	1 (1)	0	.	.
1896............	1 (2)	0	1 (3)	0	0 (4)	0
1887............	1	0	1	0	1	0
1898............	0 (5)	0	.	.	0 (6)	0
1899............	0	0	0	0	.	.

(1) *Puccinia triticina*, degré 2. — (2) *Id.*, degré 4. — (3) *Id.*, degré 3. — (4) *Id.*, degré 2. — (5-6) *Id.*, degré 4.

au développement de cette rouille (Eriksson, XVI, 245), la disposition parvenait, dans le Blé de Banater au second degré, dans le Blé de Luleau au troisième degré et dans le Blé de Schœnrader enfin au quatrième degré. En 1898, elle atteignait, dans les Blés de Schœnrader et Banater, le maximum de son extension (degré 4). Tout de même, il n'est pas impossible que, s'il arrive encore une fois une année favorable à la rouille jaune, l'intensité de cette forme de rouille puisse de nouveau revenir aussi considérable qu'elle l'a été en 1890 et en 1892, années où la rouille jaune a apparu en fort grande abondance. C'est le temps qui nous l'apprendra.

Le cas peut-être le plus remarquable d'une *disposition* maladive *changeante* nous est présenté par la variété d'Orge dont nous avons souvent parlé dans ce qui précède, c'est-à-dire l'*Hordeum vulgare* var. *cornutum*. Au Champ d'Expériences on a cultivé deux races, l'une reçue de l'Australie (Adélaïde), depuis 1888, et l'autre, originaire de l'Afrique méridionale (Natal), depuis 1896.

Sur l'apparition de la rouille dans la *race australienne* pendant les années où celle-ci a été cultivée chez nous, le tableau XXXVII, ci-après, nous renseigne. Les premiers grains de cette race, reçus en 1887, furent semés au printemps 1888. Nous ne savons point si la récolte qui en résultait était rouillée ou non, car il n'y a point de notes prises là-dessus, comme nous n'en avons du reste d'aucune

autre variété cultivée pendant cette première année d'essais. Nous trouvons seulement une indication disant que la variété en question devenait mûre avant toutes les autres Céréales croissant dans le champ d'essais, qu'elle était montée en épis le 10 juillet et qu'elle fut récoltée le 29 août et le 6 septembre. De cette moisson, il ne nous reste rien du tout, et voilà pourquoi il nous a été impossible de juger si cette récolte a été rouillée ou non.

En 1889, la variété fut cultivée chez nous pour la seconde fois. Les notes tenues des cultures de cette année-ci, ne contiennent rien sur la présence de la rouille dans la récolte sur pied. De la moisson nous conservons encore cinq épis à pédicelles dont chacun est long de 10 centimètres. Sur l'un de ces pédicelles on trouve des traces de rouille — du *Puccinia glumarum* aussi bien que du *P. graminis* — d'où on peut conclure que la moisson a porté toutes ces deux espèces de rouille.

Déterminer le degré de l'intensité de la rouille sur elle, c'est pourtant impossible, les matériaux étant si peu abondants.

De 1890 à 1892, la variété était fort grièvement envahie par le *Puccinia glumarum* et cela bien que l'année intermédiaire 1891 — comme nous l'avons signalée déjà plus tôt, au sujet de la rouille jaune du Blé d'automne — fût une année non rouillée, tandis que les deux autres années (1890 et 1892) se montraient comme des années de rouille fort intense (comparer plus haut p. 88, tableau XXXV).

Cette inégalité est sans doute à attribuer à ce que la période d'évolution de la rouille jaune est pour l'Orge une autre que pour le Blé d'automne. Pour ce dernier, elle commence au mois de juin et peut-être encore plus tôt, pour ce premier jamais avant la première semaine de juillet. Il est ainsi bien possible que, pendant l'époque critique de la rouille jaune du Blé d'automne, il y ait eu des conditions météorologiques défavorables, mais pendant la période dangereuse de la rouille jaune de l'Orge, au contraire, de telles conditions favorables au développement de la maladie. De telle manière l'année 1891 serait devenue, pour le Blé d'automne, une année non rouillée, mais, pour l'Orge, une année fort gravement rouillée.

Pendant toutes ces trois années l'Orge en question portait très peu de rouille noire. De la moisson de 1890 nous avons encore de reste vingt-trois pailles, récoltées le 11 septembre. Sur celles-ci, on ne découvre en général (dix-neuf cas) aucune trace de rouille noire. Ce n'est que sur deux d'entre elles qu'on en trouve quelques petites pustules. Sur deux pailles on observe quelques taches qui

Tabl. XXXVII. — Intensité de la rouille jaune et de la rouille noire sur de cultivé au Champ d'Expériences

Nos des essais.	Récolte: De l'année.	Récolte: De la génération.	Semence résultant: De l'année.	Semence résultant: De la génération.	Jours des semailles.	Places des cultures.	Intensité de la: Juin. 10	17	20	24	28	Juillet. 1er	3	4	7	9	11	15	17	20
1	1888	I	.	.	.	Champ d'essais.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
2	1889	II	1888	I	3 mai.	—	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
3	1890	III	1889	II	9 —	—	.	.	.	.	.	.	3	.	.	.	.	.	4	.
4	1891	IV	1890	III	8 —	—	.	.	.		.	.	.	1	.	.	.	.	.	.
5	1892	V	1891	IV	11 —	—	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.
6	1893	III	1889	II	3 —	—	.	.	.	.	.	.	.	.	0	.	.	.	0	.
7	—	IV	1890	III	—	—	.	.	.	.	.	.	.	.	0	.	.	.	0	.
8	—	V	1891	IV	2 —	—	.	.	.		.	.	.	.	0	.	.	.	1	.
9	—	VI	1892	V	—	—	.	.	.	.	.	.	.	.	0	.	1	.	1	.
10	1894	.	.	.	24 avril.	—	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.
11	—	.	.	.	—	—	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.
12	—	.	.	.	—	—	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
13	—	.	.	.	21 août.	Jardin d'essais.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
14	1895	.	.	.	16 mai.	—	1	.	.	.	.	.	.	.	.	4	.	.	.	.
15	—	.	.	.	29 —	—	.	.	.	.	.	1	.	.	.	3	.	.	.	.
16	—	.	.	.	31 août.	—	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
17	1896	V	1891	IV	9 mai	—	.	.	0	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2
18	—	III	1889	I	27 —	—	.	.	0	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2
19	—	V	1891	IV	—	—	.	.	0	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3
20	—	VI	1892	V	—	—	.	.	0	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3
21	—	.	1893	.	—	—	.	.	0	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3
22	—	.	1894	.	—	—	.	.	0	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3
23	1897	V	1891	IV	17 mai.	—	.	1	.	.	2	.	.	.	.	.	.	4	.	.
24	—	VI	1892	V	—	—	.	1	.	.	2	.	.	.	.	.	.	4	.	.
25	—	.	1893	.	—	—	.	1	.	.	3	.	.	.	.	.	.	4	.	.
26	—	.	1894	.	—	—	.	0	.	.	2	.	.	.	.	.	.	4	.	.
27	—	.	.	.	—	—	.	1	.	.	2	.	.	.	.	.	.	4	.	.
28	—	.	1896	.	—	—	.	0	.	.	2	.	.	.	.	.	.	4	.	.
29	—	.	.	.	—	—	.	1	.	.	2	.	.	.	.	.	.	4	.	.
30	—	V	1891	IV	1er juin.	—	.	0	.	.	3	.	.	.	.	.	.	†	.	.
31	—	.	.	.	—	—	.	0	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	4	.
32	—	VI	1892	.	—	—	.	0	.	.	3	.	.	.	.	.	.	.	†	.
33	—	.	1893	.	—	—	.	0	.	.	3	.	.	.	.	.	.	.	†	.
34	—	.	1894	.	—	—	.	0	.	.	3	.	.	.	.	.	.	.	†	.
35	—	.	1896	.	—	—	.	0	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	2	.
36	—	.	1894	.	30 —	—	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	0	.
37	—	.	1896	.	—	—	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	0	.
38	1898	.	.	.	20 mai.	—	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
39	—	.	.	.	—	—	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
40	—	.	.	.	16 juin.	—	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
41	—	.	.	.	—	—	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

(1) Variété moissonnée avant toutes les autres Céréales, c'est-à-dire le 23 août et le 6 septembre; montée en

(2) 23 pailles conservées, récoltées le 11 septembre; toutes fort gravement envahies par la rouille jaune, (degré 1) et deux autres montrant des taches suspectes. Sur 20 épis aucune trace de rouille noire.

(3) 93 pailles conservées, toutes assez grandes — une trentaine à épis — récoltées le 30 août et gravement jamais d'un degré plus haut).

(4) De la récolte 16 pailles de reste, longues de 1/3 m. et munies d'épis. Toutes ces pailles moissonnées dans

l'Hordeum vulgare var. cornutum de la race australienne (Adélaïde), de 1888 à 1898.

ROUILLE JAUNE EN : Juillet. 21	22	29	Août. 3	4	12	16	29	Septemb. 5	20	29	Octobre. 5	12	14	DEGRÉ TOTAL.	INTENSITÉ DE LA ROUILLE NOIRE EN : Juin. 17	30	Juillet. 15	17	22	29	Août. 3	4	12	16	Sept. 4	5	DEGRÉ TOTAL.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	?	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	? (1)
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	?	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	?
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1 (?)
.	2	.	.	4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	?
4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1 (3)
.	.	1	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	1	.	2	.	.	3	.	.	3	3
.	.	0	.	.	1	.	.	1	.	.	.	.	.		.	.	.	1	.	1	.	.	2	.	.	2	
.	.	1	.	.	3	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.	.	.	.	1	.	.	3	.	3	.	
.	.	1	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.	.	.	.	2	.	.	3	.	3	.	
.	.	4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	(3) (4)
.	.	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	
.	.	4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	
.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	4	.	.	.		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	?
.	.	.	.	.	.	.	4	.	.	.	.	.	.		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
.	.	.	.	.	.	.	.	.	0	.	1	.	3		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
.	.	.	.	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3
.	.	.	.	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	
.	.	.	.	4	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	.	.	
.	.	.	.	4	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	.	.	
.	.	.	.	4	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	.	.	
.	.	.	.	4	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	.	.	
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4	0	0	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		0	0	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		0	0	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		0	0	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		0	0	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		0	0	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		1	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		0	0	†	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		0	.	.	1	.	.	.	.	.	3	.	.	
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		0	0	†	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		0	0	†	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		0	0	†	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		0	.	.	1	.	.	.	.	.	3	.	.	
.	.	.	.	.	.	4	.	.	.	.	.	.	.		.	.	.	0	.	.	.	.	.	1	.	.	
.	.	.	.	.	.	4	.	.	.	.	.	.	.		.	.	.	0	.	.	.	.	.	1	.	.	
.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	3	.	.	.	.	.	.	.	3
.	0	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	
.	0	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	
.	0	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	

épis le 10 juillet.
deux d'entre elles portant en outre des pustules de la rouille noire, ouvertes mais petites et peu nombreuses
envahies par la rouille jaune, 18 d'entre elles portant en outre de la rouille noire (en général du degré 1,
le numéro d'essais 13, et portant du *Puccinia graminis* en abondance (degré 3).

font soupçonner la présence du mycélium de cette dernière forme de rouille. L'intensité totale de la rouille jaune est ainsi à mettre au degré 4, celle de la rouille noire au degré 1.

De la récolte de 1891 il ne nous reste plus de neuf épis, munis tous de pédicelles, longs de 10 centimètres environ. Sur eux on ne voit aucune trace de rouille noire, et il est du reste à remarquer que dans les notes tenues des essais de cette année, on ne parle jamais de la présence de cette forme de rouille, tandis qu'on signale un grand nombre d'autres variétés d'Orge comme plus ou moins gravement envahies par la rouille noire. De la rouille jaune, au contraire, on avait remarqué, le 4 juillet, le degré 4, le 22 du même mois, le degré 2, et le 4 août enfin, le degré 4.

De la moisson de l'année 1892 nous avons encore une centaine de pailles, récoltées le 30 août, pailles dont une trentaine portent des épis. De ces pailles quatre-vingt-treize ont été examinées scrupuleusement et trouvées toutes fort grièvement envahies par la rouille jaune. De la rouille noire, au contraire, nous ne voyons que quelques traces toutes faibles sur dix-huit pailles — sur chacune d'elles une ou deux pustules seulement.

Pendant ces trois années, de 1890 à 1892, la sorte s'est ainsi montrée excessivement bien disposée à la rouille jaune, mais fort indisposée à la rouille noire. Or, *en 1893 les choses se sont produites d'une autre manière*. Dans deux cas, l'intensité de la rouille jaune n'a atteint, cette année, que le premier degré, dans un cas le second et dans un cas le troisième, ainsi, en moyenne, le second degré d'intensité. La rouille noire, au contraire, est parvenue, sur ces quatre numéros d'essais, dans trois cas au troisième degré et dans un cas au second degré, c'est-à-dire, en moyenne, au troisième degré d'intensité.

Certainement, cette apparition de la rouille jaune, si peu considérable pendant l'année en question (1893), doit donc être attribuée à des conditions météorologiques défavorables, se produisant durant l'époque critique de la rouille jaune de l'Orge, c'est-à-dire pendant la maturation de son état mycoplasmatique et pendant la transmission du champignon de cet état à l'état mycélien. Les premières traces de la rouille jaune n'apparaissaient alors que le 11 juillet, ainsi à peu près au même moment que la rouille noire commence en général à se montrer. Six jours plus tard, le 17 juin, on trouva aussi, dans deux numéros d'essais parmi quatre, des pustules de la rouille noire toutes ouvertes. A coup sûr cette saison était surtout capable de favoriser le développement de la rouille noire, et cette forme de rouille devenait aussi, l'année en question, la prédominante.

Or, avec cela, la rouille noire semble aussi s'être rendue plus maîtresse de la variété d'Orge en question, car pendant les quatre années suivantes la propagation de cette rouille s'est montrée fort considérable, plus considérable même que pendant les années de 1890 à 1892. Souvent elle est ainsi montée jusqu'au troisième degré d'intensité. Pourtant les conditions météorologiques n'ont point, ces années-là, été défavorables au développement de la rouille jaune, et cette forme a aussi alors atteint le plus haut ou, du moins, presque le plus haut degré d'intensité. Sans doute il n'y a pas d'autre moyen d'expliquer cet état des choses que de le considérer comme la suite d'un *affaiblissement de la force de résistance à la rouille noire*, affaiblissement qui néanmoins n'a amené aucune diminution dans la prédisposition de la même sorte à la rouille jaune, pendant ces années (1894 à 1897). Or, en 1898, on remarque tout de même une telle diminution. Parmi quatre numéros d'essais nous ne trouvons alors qu'un seul qui montre des traces de la rouille jaune, et cela point avant le 22 juillet. La rouille noire, au contraire, atteignait, dans un numéro le troisième, et dans un le second degré d'extension; dans les deux autres on en voyait quelques traces. En 1899, il arriva que cette Orge ne fut pas cultivée, et il en résulte qu'il n'y a pas de cette année d'observations auxquelles nous puissions renvoyer.

Pendant les années — de 1896 à 1899 — où la *race africaine* de la même variété d'Orge a été cultivée au Champ d'Expériences, nous remarquons aussi un certain changement dans la prédisposition de la sorte à la rouille. La première semence de cette race étant reçue en 1895 de la part de F. Kœrnicke à Bonn — chose signalée plus haut — la variété fut cultivée chez nous pour la première fois en 1896. Dès le début elle se faisait remarquer par sa disposition évidente à la rouille noire, disposition égalant même celle de la race australienne de cette variété à la rouille jaune (1890 à 1892).

Comme nous l'avons dit dans ce qui précède (t. XIV, p. 25) il est impossible d'attribuer les pustules vigoureuses de l'*Uredo graminis*, apparaissant en abondance dès le 17 juin, c'est-à-dire vingt-trois jours après les semailles, à des Graminées ou à des buissons d'Épine-Vinette voisins, tout en disant qu'une intervention d'uredospores ou d'æcidiospores s'en est produite de manière ordinaire. C'est qu'à un mètre de distance seulement, toutes les Graminées, et même le *Triticum repens*, se sont montrées au même moment parfaitement indemnes. Sur les buissons d'Épine-Vinette, au voisinage on ne trouvait en général aucune trace d'æcidies, et si l'on en voyait, ce ne fut que sur quelques feuilles isolées. Nous avons ainsi raconté dans ce qui précède qu'on avait vu, à la suite d'essais d'inoculations,

que les quelques æcidies, apparaissant sur le plus grand des buissons d'Épine-Vinette — lequel était à la fois le plus rapproché de l'Orge — appartenaient à la rouille noire de l'Avoine et point du tout à la rouille noire de l'Orge. Quant à cette première forme nous savons déjà qu'elle n'a pas le pouvoir de se communiquer à l'Orge.

Ou bien il faut alors qu'il y ait eu dans la semence, lorsque nous la reçûmes même, un germe de maladie — c'est-à-dire un mycoplasma — de la rouille noire. Ou bien ce germe a dû pénétrer dans les plantes pendant la culture de la variété au Champ d'Expériences, et il se pourrait que cette invasion se fût produite au moyen de sporidies dont les tubes avaient pénétré dans les pieds pour y donner naissance à un état mycoplasmatique fort vigoureux. La première de ces deux hypothèses semble plus probable que la seconde, puisque l'éruption de la maladie a toujours, en ce cas, eu lieu très tôt, ce qui ressort du reste du tableau XXXVIII ci-contre. La rouille jaune n'apparaissait sur ces plantes que beaucoup plus tard, et cela bien que l'ordre chronologique de ces deux formes de rouille soit en général tout à fait contraire et que la rouille jaune apparaisse ainsi plusieurs semaines avant la rouille noire.

Sur cette race des taches de pustules de la rouille jaune apparurent à peu près au même moment qu'elles l'avaient fait sur la race australienne de la même variété d'Orge. Le 20 juillet, la rouille était parvenue sur toutes les deux au même degré d'intensité (3). Il n'est que très peu probable que la race africaine ait pu être infestée par des uredospores de la rouille jaune, intervenues de la race australienne. C'est que lorsqu'on observa la maladie pour la première fois, le 20 juillet, on la trouva presque en plus grande abondance sur cette première race que sur l'autre. Ajoutez encore que les deux semences étaient séparées l'une de l'autre par une trentaine de mètres. Mais, d'un autre côté, il n'est pas impossible que des téleutospores de la rouille jaune soient venues infester la nouvelle race, même pendant la première année où elle a été cultivée chez nous.

Il y a des circonstances qui font bien soupçonner qu'il en est ainsi. Nous savons ainsi qu'à la même localité où la nouvelle race d'Orge poussait il y avait eu, l'année précédente, de l'Orge de la vieille race fort gravement envahie par la rouille jaune. On peut alors aisément imaginer que des morceaux de pailles rouillées, résultant de la récolte d'Orge de l'année passée, ont été laissés à la surface ou dans le sol et que des téleutospores, venant de ces morceaux, ont infesté les jeunes plantules au printemps. Pourtant on ne peut acquérir aucune certitude absolue là-dessus, tant qu'on ignore l'époque de la germination des téleutospores de la rouille jaune de

Tabl. XXXVIII. — **Intensité de la rouille jaune et de la rouille noire sur l'Hordeum vulgare var. cornutum de la race africaine (Natal), cultivé au Champ d'Expériences de 1896 à 1899.**

Nos des essais.	Récolte: De l'année.	Récolte: De la génération.	Semence résultant: De l'année.	Semence résultant: De la génération.	Jours des semailles.	Places des cultures.	Intensité de la rouille jaune en : Juin.				Juillet.							Août.						Degré total.	Intensité de la rouille noire en : Juin.			Juillet.							Août.							Degré total.
							14	17	19	30	10	15	17	20	22	25	30	1er	2	9	16	22	28		17	19	30	10	15	17	20	22	25	30	1er	2	9	12	16	22	28	
1	1896	I	.	.	6 mai.	Champ d'essais.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.	.	.	.	.	.	4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
2	—	—	.	.	27 —	Jardin d'essais.	.	.	0	.	.	.	.	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.	3	.	.	.	.	4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4
3	—	—	.	.	4 août.	—	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	0		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	
4	1897	II	1896		10 mai.	Champ d'essais.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	3	.	.	.	.		.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	4	.	.	.	.	.	
5	—	I	.	.	17 —	Jardin d'essais.	.	0	.	1	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.		1	.	1	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4	.	.	
6	—	II	1896	I	—	—	.	0	.	2	.	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	1	.	2	.	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4
7	—	—	—	—	1er juin.	—	.	0	.	1	.	.	3	.	.	.	.	.	.	.	3	.	.		0	.	2	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	
8	—	II	.	.	30 —	—	.	.	.	.	.	0	.	.	.	.	.	.	.	.	0	.	.		.	.	.	.	0	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	
9	—	II	1897	I	—	—	.	.	.	.	.	0	.	.	.	.	.	.	.	.	†	.	.		.	.	.	.	0	.	.	.	.	.	.	.	.	.	†	.	.	
10	1898	III	1897	II	20 mai.	—	0	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
11	—	—	—	—	—	—	0	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2
12	—	—	—	—	16 juin.	—	.	.	.	.	.	.	.	.	0	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
13	1899	IV	1898	III	10 mai.	Champ d'essais.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	2	.	.	.	.	.		.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	4	.	.	.	.	.	.	
14	—	—	—	—	—	—	.	.	.	.	.	.	.	.	.	0	.	0	.	.	.	.	.		.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	4	.	.	.	.	.	.	
15	—	—	—	—	19 —	Jardin d'essais.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	0	.	.	0	.	0	.		.	.	.	0	.	.	.	.	.	2	.	.	3	.	.	4	.	
16	—	—	—	—	26 —	—	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	0	.	.	0	.	0	.		.	.	.	0	.	.	.	.	.	1	.	.	.	3	.	.	3	
17	—	—	—	—	2 juin.	—	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	0	.	.	0	.	0	.	1	.	.	.	0	.	.	.	.	.	2	.	.	.	3	.	.	4	4
18	—	—	—	—	9 —	—	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	0	.	.	0	.	0	.		.	.	.	0	.	.	.	.	.	2	.	.	3	.	.	.	3	
19	—	—	—	—	20 —	—	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	0	.	.	0	.	0	.		.	.	.	0	.	.	.	.	.	2	.	.	.	3	.	.	3	
20	—	—	—	—	30 —	—	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	0	.	.	0	.	0	.		.	.	.	0	.	.	.	.	.	3	.	.	4	.	.	.	4	
21	—	—	—	—	10 juill.	—	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	0	.	.	0	.	0	.		.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	2	.	.	2	.	

l'Orge — à supposer que cette période tombe au printemps — et qu'on n'a pas encore réussi à prouver si une inoculation de sporidies directe peut vraiment se produire sur les Graminées.

L'année suivante (1897) fut encore plus favorable à la rouille jaune. La première apparition de cette forme eut alors lieu quelques semaines plus tôt qu'en 1896, chose qui doit sans doute dépendre de ce que l'année 1897 était plus favorable au développement de cette rouille et encore de ce que le champignon avait pénétré dans la nouvelle race d'Orge pendant l'année précédente. En même temps l'éruption de la rouille noire se montrait un peu retardée. Pourtant le degré définitif de l'intensité de toutes les deux formes de rouille se montrait la même qu'en 1896.

Les années 1898 et 1899 furent moins favorables à la rouille jaune de l'Orge. Aussi n'atteignait-elle, ces années-là, qu'une propagation assez faible, et dans plusieurs cas elle n'apparaissait même pas du tout. Les conditions météorologiques semblent aussi avoir eu, pendant ces années-là, une influence répressive sur le propagation de cette rouille, car ce n'est qu'à la mi-juillet, ainsi un bon mois plus tard que les années précédentes, que nous avons observé les premières pustules de la rouille noire. Le maximum ou le presque maximum de son extension n'a alors été atteint que bien avant dans le mois d'août.

En considérant et en combinant les expériences gagnées pendant ces quatre années d'essais, nous ne pouvons que remarquer un certain *affaiblissement dans l'apparition de la rouille noire* sur la race d'Orge en question. Il est alors bien à portée de mettre cet affaiblissement en rapport avec la concurrence à la plante hospitalière qui a lieu entre cette forme de rouille, d'un côté, et la rouille jaune, entrée dans la plante pendant la première année des cultures, de l'autre.

Dans ce qui précède nous avons ainsi exposé des cas où, à ce qu'il paraît, la disposition d'une certaine Céréale à une certaine forme de rouille peut subir des changements, et des cas où différentes formes de rouille se disputent la possession d'une certaine Céréale. Or, avec cela, la question, concernant la constance de la prédisposition ou de la résistance d'une certaine céréale, n'est point résolue, et c'est là une chose de bien haute importance au point de vue pratique. Ce que nous venons d'exposer nous engage tout de même à poursuivre des investigations sur ce sujet et nous montre aussi le plan à suivre pour ces recherches. En même temps tout cela doit avertir les investigateurs, dans les pays divers, de se tenir sur leurs gardes et ne pas qualifier d'inexacts les résultats reçus dans un autre pays dès que ces résultats ne sont pas analogues à ceux qu'ils ont gagnés eux-mêmes.

f. *Grains de Céréales ratatinés et déformés par la rouille, doivent-ils être employés comme semence?* — C'est plus d'une fois que, dans les pays divers, on est venu à parler de cette question.

Chez J. Eckert (I, 507), nous trouvons, en 1874, les premières investigations détaillées qui la visent. Par des essais parallèles, celui-ci avait trouvé, que, lorsqu'il s'agissait de grains de Blé normaux (c'est-à-dire parfaitement sains, à en juger par l'apparence du moins) le *pouvoir germinatif* était, après quinze jours, de 80 p. 100, et quand il était question de grains ratatinés et rouillés de 60 ou 80 p. 100. Les plantes qui résultaient de grains indemnes avaient atteint, au bout de neuf jours, une hauteur de 7cm,1, tandis que les pieds nés de grains ratatinés étaient parvenus, après une durée de temps égale, à une hauteur de 6cm,5 à 9cm,4. Ainsi c'est à peine si l'on pouvait remarquer d'affaiblissement dans la faculté germinative. Pour passer ensuite à la force d'évolution des pieds, c'était plutôt un accroissement qu'un affaiblissement qui se manifestait. Or, pour ce qui est du développement continu des pieds, les différentes séries des plantes présentaient entre elles des différences plus considérables. Il semblait alors que les pieds résultant des grains sains eussent devancé les autres au point de vue de la largeur des feuilles, du poids, etc. Après trente jours ceux-là pesaient ainsi 0gr,270, et ceux-ci de 0gr,091 à 0gr,132, les grains ayant été semés à une profondeur de 2 centimètres. Après trente-neuf jours ces premiers pesaient 0gr,286 et les derniers 0gr,156, l'ensemencement ayant eu lieu, en ce cas, à une profondeur d'un demi-centimètre.

Beaucoup plus tard, c'est-à-dire en 1892, Mc Alpine (I, 193) fit à Melbourne, en Australie, des essais analogues. A un certain moment il mit dans un appareil de germination des grains de trois variétés de Blé cultivées dans la colonie de Victoria (1. Steinwedel, 2. Champlain hybride et 3. Purple Straw). Dans cet appareil des ventilateurs amenaient toujours de l'air pur et chaud aux grains, dont quelques-uns étaient ratatinés, les autres non ratatinés. Ceux-ci résultaient d'épis rouillés, et ceux-là d'épis non rouillés de la récolte d'une autre année.

Il distinguait une faculté germinative telle qu'il suit :

	Grains ratatinés.	Grains non ratatinés.
Dans la variété 1, après 15 jours........	88 p. 100	.
— — 14 —	.	68 p. 100
— 2 15 —	81 —	63 —
— — 28 —	.	66 —
— 3 6 —	92 —	23 —
— — 28 —	.	67 —

Ainsi, en moyenne dans les grains ratatinés............ 87 p. 100
— grains non ratatinés........ 67 —

S'il fallait déduire quelques conclusions de ces recherches, ce serait que la faculté germinative est à peu près la même dans toutes les deux espèces de Blé, mais que l'énergie de germer est plus grande dans les grains ratatinés que dans ceux bien nourris. Cette dernière circonstance, pour sa part, devait faire soupçonner une influence irritante du champignon sur l'énergie d'un organe de se développer. A l'état spontané, on a observé des cas pareils où des pieds ou des pousses du *Cirsium arvense* envahis par le *Puccinia suaveolens*, de l'*Anemone nemerosa* attaqués par l'*Aecidium leucospermum* et du *Rubus saxatilis* envahis par le *Cœoma nitens*, etc., ont grandi plus rapidement et sont parvenus à une hauteur totale plus considérable que les plantes ou les pousses saines, croissant au voisinage. Pourtant il ne faut pas oublier que la semence de Céréale résultait, dans les deux essais parallèles cités tout à l'heure, de Blé récolté en différentes années. Ainsi ne pouvons-nous pas considérer ces recherches comme des épreuves absolument convaincantes de ce dont il est ici question.

Au Champ d'Expériences des recherches semblables ont été exécutées en 1893 avec des grains ratatinés et des grains non ratatinés de Blé de Michigan Bronce, résultant de la récolte de 1892 qui avait été si gravement envahie de rouille. En ce cas, toutes les deux espèces de grains étaient prises dans les mêmes épis, car, comme nous le savons bien, tous les grains de l'épi ne deviennent jamais ratatinés et il en est ainsi même pendant une année aussi favorable à la rouille que l'était celle dont il est ici question. Au contraire, on trouve toujours dans un seul et même épi des grains bien nourris et des grains ratatinés pêle-mêle (Pl. VI). Deux séries de grains furent mises à germer, l'une le 7 février 1893, l'autre le 25 février de la même année. Pour la première de ces deux séries, nous nous servîmes de grains résultant d'épis qui, dès le moment de la moisson en 1892 jusqu'au jour où les grains furent mis à germer, avaient été conservés dans la grange. Pour la seconde série, au contraire, nous choisîmes un échantillon qui, durant tout l'hiver, avait été gardé dans le laboratoire. Par le tableau XXXIX, ci-après, nous apprenons les résultats de ces essais. Le pouvoir germinatif se montrait presque le même dans les grains ratatinés, et dans les grains bien nourris. Une fois il était ainsi de 90 p. 100 contre 94 p. 100, une autre de 95 p. 100 contre 98 p. 100. L'énergie de germer, au contraire, paraissant beaucoup plus grande dans les grains bien nourris que dans les autres.

Il est à supposer que cette dernière a un certain rapport avec l'absorption de l'eau qui, pendant les premières heures s'écoulant

après le moment où les grains furent mis à germer, se montrait bien inégale. Dans des essais exécutés simultanément on remarqua

TABL. XXXIX. — **Faculté germinative de grains ratatinés et de grains bien nourris de Blé de Michigan Bronce (Récolte de l'année 1892).**

NUMÉROS DES ESSAIS.	GRAINS DE BLÉ PRIS DANS	ÉTAT DES GRAINS DE BLÉ.	JOURS où les grains furent mis à germer.	GRAINS AYANT GERMÉ APRÈS JOURS :								
				6	7	8	9	10	11	12	13	14
1	La grange.	Grains ratatinés.	1897 4 févr.	.	.	3	23	73	85	98	90	.
2	—	— nourris.	— —	.	.	16	39	71	81	90	93	94
3	Le laboratoire.	— ratatinés.	— 25 —	84	94	94	95	.	.	.	.	.
4	—	— nourris.	— —	96	97	98	.	.	.	.	.	.

une absorption d'eau telle que le tableau XL ci-dessous le met en évidence. Nous voyons ainsi que les grains ratatinés absorbaient beaucoup plus d'eau que les grains bien nourris. Par conséquent il

TABL. XL. — **Absorption d'eau de grains ratatinés et de grains bien nourris de Blé de Michigan Bronce (Récolte de l'année 1892).**

SÉRIE DES ESSAIS.	NUMÉRO DES ESSAIS.	GRAINS DE BLÉ.	100 GRAINS pesant	EAU ABSORBÉE APRÈS	
				6 h.	24 h.
			Gr.	Gr.	Gr.
I	1	Ratatinés, pris dans la grange........	1.579	61,62	94,17
—	2	Bien nourris —	4.368	29,23	50,73
II	3	Ratatinés —	1.534	54,69	88,52
—	4	Bien nourris —	4.603	23,96	45,12
III	5	Ratatinés, pris dans le laboratoire....	1.373	54,62	90,82
—	6	Bien nourris —	4.700	22,28	41,44
IV	7	Ratatinés —	1.398	56,79	81,11
—	8	Bien nourris —	4.794	21,19	38,46

faut aussi supposer que les phases de développement physiologique, précédant la germination, soient moins longues dans les grains bien nourris, puisque ceux-ci ont, dès le début même, à leur disposition, une quantité d'eau très considérable.

Les recherches qui, visant la faculté germinative des grains ratatinés, ont été exécutées dans ces derniers temps vérifient ainsi complètement les vieilles opinions, disant que les *grains ratatinés* ne sont point à regarder comme morts. De tels grains *possèdent*, au

contraire, *un pouvoir germinatif point inférieur* — quelquefois supérieur même — *à celui qu'on trouve dans les grains bien nourris.*

Mais, les expériences gagnées pendant ces derniers temps qu'ont-elles donc à dire sur l'état et sur la *nature d'une récolte, née de grains ratatinés et déformés par la rouille*? Détruisent-elles ou vérifient-elles certains énoncés faits au commencement du XIXe siècle (t. XIV, p. 2), énoncés se terminant souvent par de chaudes recommandations de l'emploi des semences rouillées? Citons quelques indications plus récentes se rapportant à cette question.

Un agriculteur allemand, F. Pogge (I, 57), demeurant à Glevezin près Moelln (Mecklembourg), parle ainsi, en 1893, de ses nombreuses expériences gagnées durant bien des années. Jeune encore, il avait commencé à observer la rouille du Blé. Ainsi c'est en 1843 qu'il trouve ce champignon pour la première fois. Dans la propriété de son père (Roggow près Lalendorf en Mecklembourg) le Blé (Blé d'automne) était très beau au printemps et même un peu avant dans l'été. Mais, les nuits devenant très froides vers la fin de juin, la rouille commençait, sous peu, à apparaître, en attaquant d'abord les feuilles, ensuite les gaines et les épis. Les grains contenus dans ces épis ne pouvaient pas se développer d'une manière normale, mais devenaient ratatinés.

L'automne arrivé, on hésitait à employer comme semence des grains aussi déformés que l'étaient ceux dont nous venons de parler. Or, nulle part aux environs il n'y avait de meilleur Blé, et l'on organisa alors un essai, en petit, pour rechercher la faculté germinative de ces grains. Ayant trouvé cette faculté en vérité très bonne, on sema vraiment de la récolte déformée. A la fin de l'automne 1843 et au commencement du printemps 1844 le temps fut très favorable au développement du blé et l'on eut aussi, cette année-là, une très belle moisson.

En 1846, Pogge prit, lui-même, la direction du Glevezin. En ce moment-là il y avait dans cette propriété un grand champ de Blé donnant de belles espérances d'une belle moisson. Le 28 juin encore, il était très beau, mais vers le milieu du mois de juillet il y eut quelques nuits froides et ce n'est que peu de temps après cela que l'on commençait à remarquer des traces de rouille dans le champ. Aussi la maladie ne tardait-elle pas à l'envahir plus gravement. Sous peu, le champ avait pris tout entier une teinte tirant sur le rouge, et les grains se montraient en général aussi déformés qu'à la propriété patrimoniale en 1843. L'année 1846 fut une année de famine où l'on eut encore plus de peine qu'en 1843 à procurer des grains à semer, et fondé sur ce qu'on avait appris alors au sujet de

la faculté germinative de grains ratatinés on sema aussi de la récolte rouillée, et on reçut, l'année suivante, une fort belle moisson.

Sur le même sujet le doyen S.-B. Pontén, en Œsterauker (Upland, Suède), nous écrit en 1890 ce qui suit (Eriksson et Henning, I, 395) :

« Pendant vingt-neuf années (depuis 1860) les Céréales automnales ont été, chez moi, attaquées par de la rouille, et c'est en première ligne sur le Blé que la maladie en question a apparu en abondance. Pour me débarrasser de l'ennemi j'ai essayé tous les moyens. Des bois et des champs de Céréales j'ai ainsi fait éloigner toute Épine-Vinette, sauvage ou cultivée, mais sans résultat : la dispersion de la maladie a toujours été également considérable. Certaines années je n'ai fait engraisser que les jachères où l'on avait cultivé des fourrages verts, en ne mettant ainsi dans les champs qui devaient porter du Blé point d'engrais. Or, cela n'a point du tout amené le résultat voulu, si l'année a été une année rouillée. Une certaine année je n'ai pas fait engraisser tous les champs également. Sur un d'eux j'ai, par exemple, fait répandre beaucoup de fumier, sur un autre moins, et dans un troisième champ enfin je n'ai pas fait mettre d'engrais du tout. L'année en question est devenue une année rouillée et voilà tous les trois champs qui se montrent également fort envahis de rouille. Plus d'une fois j'ai fait venir d'autre part de beaux grains bien nourris pour les employer comme semence, mais s'il y a eu alors une année rouillée, cela n'a apporté aucun remède à la chose. »

« Il m'est alors venu l'idée », poursuit l'auteur de la lettre, « de mettre à l'épreuve ce Blé déformé, que j'avais récolté les années précédentes, et c'est avec un grand étonnement que j'ai pu constater que ces grains ratatinés et déformés par la rouille, pesant à peu près 110 kilogrammes le tonneau, possédaient un pouvoir germinatif fort remarquable. Aussi me suis-je décidé à semer ces grains rouillés, et j'en ai reçu une s bonne récolte que nous en sommes devenus tout étonnés, mes voisins et moi. Au point de vue de la qualité aussi bien que de la quantité c'était la meilleure moisson que j'eusse jamais eue. Plusieurs de mes voisins ont semé, eux aussi, de ce Blé et ont obtenu des moissons excellentes, non seulement la première année, mais les années suivantes même. Moi-même, j'ai semé, de nouveau, de ce Blé, mais cette fois l'année est devenue une année rouillée et j'ai reçu alors une récolte envahie par la maladie. Par toutes ces observations je suis devenu de plus en plus pénétré de la vérité de ce que le développement de la rouille dépend exclusivement de conditions atmosphériques. »

Des observations semblables ont aussi été faites autre part en Suède. En 1890 on reçut ainsi, comme nous l'avons signalé déjà

plus haut (p. 85), dans quatre propriétés situées à grandes distances les unes des autres (Upland, Sudermanie, Gotland et Scanie) des récoltes de Blés de Michigan Bronce et de Horsford fort grièvement envahies par la rouille jaune. La semence d'où résultait ces



Fig. 9. — *Grains de Blé de Horsford, récoltés de deux épis en 1889.* — De tels grains, en apparence sains, produisirent en 1890 dans plusieurs localités une moisson fort rouillée.

récoltes avait été très bonne (fig. 9); on l'avait moissonnée, l'automne précédent (1889), au Champ d'Expériences. Il est à remarquer qu'aux mêmes localités toutes les autres semailles de blé restaient presque, sinon parfaitement, indemnes.

Mais il faut voir comment les choses se sont produites au Champ d'Expériences pendant quatre années de suite, de 1890 à 1893, où l'intensité de la rouille jaune a beaucoup varié, car cela pourra donner encore plus d'éclaircissement à la chose. Dans ce qui précède (p. 88), l'année 1890 a été signalée comme une « année fort gravement rouillée (de rouille jaune) (R^2), l'année 1891 comme année non rouillée (R^1), l'année 1892, de nouveau, comme une année fort gravement rouillée (R^2) et l'année 1893 enfin comme année presque parfaitement dépourvue de rouille (R^0) ». Les figures de la planche IV nous montrent quelques épis de Blé de Michigan Bronce, récoltés pendant les quatre années en question. Les grains sont détachés et rangés d'après leur disposition dans les épis divers. Les récoltes des

deux années 1890 et 1892 étaient fort rouillées, et de chacune d'elles vous voyez représentés ici deux épis. C'est que nous avons choisi, parmi une dizaine d'épis examinés, l'épi le plus gravement attaqué par la maladie. *La moisson rouillée de l'année 1890 donnait naissance à une très bonne récolte en 1891, la belle récolte de cette année-ci produisait une moisson fort rouillée en 1892, et enfin cette dernière moisson rouillée une très belle récolte en 1893.*

Citons enfin quelques essais parallèles, exécutés dans le cours des années au Champ d'Expériences avec des grains rouillés et des grains non rouillés, récoltés une année dans la même portion d'essais ou, du moins, dans des parcelles portant la même variété.

En 1891, nous avions ainsi ensemencé plusieurs parcelles voisines de grains de Blé de Michigan Bronce et de Blé de Horsford. Quelques-uns de ces grains étaient ratatinés, les autres bien nourris, et ils résultaient tous de la récolte fort rouillée de l'année 1890 (comparer plus haut, p. 88). Au point de vue de l'intensité de la rouille ces parcelles ne présentaient aucune différence entre elles ni à l'arrière-saison de l'année 1891, ni à l'été et à l'automne de l'année 1892. Elles se montraient toutes fort grièvement envahies par la maladie.

Au printemps 1893, nous semâmes dans le champ d'essais des grains soigneusement triés de trois variétés d'Avoine, moissonnées en 1892. Les grains avaient été recueillis ou bien de panicules indemnes ou bien de panicules rouillés dans des portions d'essais, grandes de 4 mètres carrés. Le tableau XLI ci-après, donne un aperçu des résultats de ces recherches. Ces pieds, dont quelques-uns résultaient de grains recueillis dans des panicules rouillés, ne montraient non plus de différence entre eux ni au point de vue du développement général ni au sujet de l'intensité de la rouille.

g. *Succession de récoltes rouillées et non rouillées. Possibilité d'élucider l'inégalité de la disposition maladive des différentes variétés à l'aide de la théorie du mycoplasma.* — Avec raison on peut poser la question suivante : Comment les résultats que nous venons d'exposer s'accordent-ils avec l'opinion que la source principale de l'éruption de la rouille en été dans nos champs de Céréales serait à chercher dans le grain lui-même, dans un germe de maladie vivant là d'une vie latente ? Au point de vue de l'intensité de l'attaque de la maladie il ne s'est manifesté aucune différence entre les pieds nés de grains nourris et ceux sortis de grains ratatinés, et peut-être voudrait-on voir en cela une preuve parlante contre la théorie d'un germe interne de maladie.

Cette objection serait aussi irréfutable s'il était seulement prouvé

TABL. XLI. — **Intensité de la rouille noire sur de l'Avoine née de grains recueillis de panicules rouillés et de panicules indemnes (1893).**

Nos DES ESSAIS.	JOURS DES SEMAILLES.	VARIÉTÉS D'AVOINE ET SEMENCES.	DÉVELOPPEMENT DES PIEDS ET INTENSITÉ DE LA ROUILLE SUR EUX. 26 JUIN. Déve-loppement.	Intensité de la rouille.	7 JUILLET. Déve-loppement.	Intensité de la rouille.	17 JUILLET. Déve-loppement.	Intensité de la rouille.	29 JUILLET. Déve-loppement.	Intensité de la rouille.	12 AOUT. Déve-loppement.	Intensité de la rouille.	3 SEPTEMBRE. Déve-loppement.	Intensité de la rouille. Sur pailles.	Intensité de la rouille. En épis.
		Avoine d'Anderbecker.													
1	2 mai.	Grains pris de panicules rouillés	20-35	.	45-60	0	inégal	0	.	0,5	jaunissant	1,5	mûr	3	1,5
2	—	Grains pris de panicules indemnes	25-35	.	45-60	0	vigoureux	0	.	0,5	—	1	presque mûr	3	1
		Avoine de Wittgensteiner.													
3	—	Grains pris de panicules rouillés	20-35		50-65	0	faible	0	commençant à mûrir	0	presque mûr	2	mûr	3	0,5
4	—	Grains pris de panicules indemnes	25-40		45-65	0	—	0	.	1,5	—	2	—	2	0
		Avoine d'Anderbecker.													
5	—	Grains pris de panicules rouillés	20-30	.	45-55	0	.	0	.	0	partiellemt jaunissant	1,5	mûr	3	1
6	—	Grains pris de panicules indemnes	20-25	.	40-55	0	.	0	.	0	presque vert	3	partiellemt vert	2,5	0

que grains *nourris* et grains *sains* étaient deux termes équivalents. S'il en était ainsi, ce ne seraient que les grains, désignés sous le nom de *grains rouillés*, — c'est-à-dire ceux à la surface ou dans l'intérieur desquels il y a un mycélium ou des groupes de spores — qu'il faudrait regarder comme malades. Or, on n'a pas encore réussi à prouver que c'est là le cas, et après toutes les observations que nous avons faites ces derniers temps il est même très vraisemblable, pour ne pas dire parfaitement sûr, que *les grains ne sont pas à regarder comme sains dès qu'ils se montrent bien nourris*. Si la chose était aussi simple, le problème concernant la rouille des Céréales serait résolu il y a longtemps et le monde débarrassé de cette maladie destructive. Mais ni l'un ni l'autre n'est arrivé, ce qui prouve que sur ce point les choses sont d'une nature beaucoup plus compliquée.

Faisons une comparaison entre un épi de Blé gravement envahi par la rouille jaune, mais encore vert, comme nous en trouvons par exemple représenté dans *Die Getreideroste* (Eriksson et Henning, I, taf. VII, fig. 74-75 et 77-78), où l'on ne peut que supposer que la maladie s'est répandue par l'épi tout entier — et un tel épi, devenu mûr (Pl. IV) et contenant des grains nourris et des grains ratatinés, disséminés sans ordre. Après une telle comparaison, même si elle est très superficielle, nous ne pouvons que poser la question suivante : Les grains nourris d'un tel épi sont-ils en effet indemnes ou bien est-ce seulement en apparence qu'ils sont sains ?

Les doutes à cet égard doivent devenir encore plus prononcés, lorsqu'on se rappelle qu'au sujet de l'intensité de la rouille on n'a pas pu découvrir de différence entre des pieds résultant de grains bien nourris et de grains ratatinés et qu'il y a eu bien des cas où des grains nourris ont donné naissance à des moissons rouillées et réciproquement. Spontanément les soupçons se portent alors sur *les grains tous beaux et bien nourris* de la même sorte de Céréale *que rapporte la terre pendant une année non rouillée*. Ces grains *sont-ils, eux aussi, sains seulement en apparence* ?

De la proportion réciproque entre les grains nourris et les grains ratatinés d'une moisson de Blé attaqué de rouille on pourra se faire une idée en jetant un regard sur les photographies exposées tout à l'heure (Pl. IV). Ces figures représentent quatre épis de Blé de Michigan Bronce, deux de la récolte de 1890 et deux de celle de 1892, les grains détachés et rangés d'après leur disposition dans les épis. Cette proportion se voit encore plus clairement par les figures de la Pl. V, représentant le contenu de deux épis rouillés de Blé de Horsford de la récolte de l'année 1890. Les deux épis en question contenaient 50 grains ratatinés et 29 grains nourris, ainsi en tout 79 grains.

Pour comparaison, il y a aussi une figure, montrant le contenu de deux épis non rouillés de la même variété de Blé, mais récoltés en 1891. En ce cas il y avait 86 grains, tous nourris.

Partons maintenant de l'opinion qu'une éruption de maladie bien rigoureuse — comme par exemple celle de la rouille jaune sur le Blé de Horsford — dépend essentiellement de deux circonstances, c'est-à-dire d'une prédisposition maladive interne de la sorte et de conditions météorologiques. Quant à la justesse de cette supposition il n'y a certainement qu'une voix là-dessus. Supposons encore que tous les grains de la sorte bien disposée à la maladie — qu'ils soient nourris ou ratatinés, moissonnés pendant une année rouillée ou une année non rouillée — renferment un germe de maladie vivant, et nous ne trouverons plus inexplicables des cas, tels que nous en avons signalés dans ce qui précède, par exemple d'une bonne récolte résultant de grains déformés par la rouille, et d'une moisson rouillée, tirant son origine de beaux grains nourris.

A la supposition d'un germe interne de maladie dans les grains ratatinés il n'y a peut-être pas, au premier coup d'œil, beaucoup à objecter, puisqu'il est de fait que ceux-ci contiennent souvent et un mycélium et des spores. Or, quand il s'agit de grains nourris, point du tout malades à en juger par l'apparence, il y a lieu de penser mûrement avant d'admettre l'existence d'un tel germe de maladie. Plus on y pense, d'autant plus on devient convaincu qu'en réalité on ne doit ni ne peut en ce cas ajouter une si grande importance à la différence signalée entre les deux sortes de grains, différence consistant en ce qu'une sorte contient un mycélium et des spores tandis que l'autre n'en a point. Pour commencer il est donc à remarquer que lorsqu'il y a dans les grains un mycélium et des spores, ceux-ci ne se trouvent jamais que dans le tégument du grain. Aucune fois on n'en a trouvé ni dans la partie du grain — l'embryon — d'où doit sortir la nouvelle plante, ni dans l'albumen, contigu à l'embryon et en rapport intime avec lui pendant toute la germination. Ainsi c'est toujours en vain qu'on a cherché dans l'embryon ou dans l'albumen — que les grains aient été ratatinés ou nourris — des formations mycéliennes visibles. Du reste on doit aussi se rappeler qu'on n'a jamais pu découvrir de mycélium dans les jeunes plantes — qu'elles aient été nées de grains bien nourris ou de grains excessivement ratatinés — avant l'époque précédant directement l'éruption de la maladie, c'est-à-dire un à deux mois après le moment où elles ont commencé à poindre.

Qu'on trouve dans le tégument du grain ridé un mycélium du champignon et des spores doit probablement — comme nous l'avons

dit déjà (p. 66) — être à regarder comme une surproduction anormale sans importance pour l'économie du champignon et incapable de rendre ce grain plus dangereux à employer comme semence que le grain nourri recueilli du même épi. Par conséquent, le fait qu'en certaines années, — même dans une variété fort disposée à la rouille, — la maladie ne gagne pas les épis et que les grains de ceux-ci restent ainsi tous nourris ne peut pas garantir que ces grains sont en effet sains et qu'ils ne vont donner naissance qu'à des récoltes indemnes. Enfin il faudra aussi se rappeler que les pieds de Blé de Horsford — variété dont il est ici surtout question et dont nous venons de représenter des grains des récoltes de plusieurs années différentes — qui portaient en 1891 des épis apparemment indemnes, remplis de grains bien nourris, n'étaient pas en effet parfaitement sains. Au contraire, il y avait même en 1891 — ce qui a été signalé plus haut (p. 88) — de la rouille en si grande abondance sur les feuilles que l'intensité en pouvait être fixée au même chiffre que l'année précédente (degré 4).

Probablement c'est à certaines conditions météorologiques se produisant pendant la seconde quinzaine du mois de juin (peu de pluie et grande chaleur), conditions défavorables à la maturation du germe de maladie, c'est-à-dire défavorables à la transmission du champignon de l'état mycoplasmatique à l'état mycélien, qu'il faut attribuer le repos de ce germe durant toute l'année 1891. Que le germe y vécût toujours, cela ressort de ce qu'il parvenait, pendant l'été 1892, à un développement fort vigoureux non seulement dans les feuilles et les chaumes, mais dans les axes, les bâles et les grains même, et cela probablement grâce aux conditions météorologiques fort favorables à son évolution qui se produisirent alors.

Quelles sont donc les conditions météorologiques que le parasite demande pour gagner un développement vigoureux et *pour faire* ainsi *d'une année une année rouillée*? C'est là une question à laquelle nous ne pouvons encore répondre, car, pour acquérir sur ce sujet une connaissance absolue, il faudra des études scrupuleuses, poursuivies durant des années. Il est à présumer que les agents qui déterminent en première ligne cette chose sont l'humidité — celle du sol aussi bien que celle de l'air, — la chaleur et la lumière, et il est bien possible qu'on doive, en faisant des études là-dessus, prendre en considération non seulement la période pendant laquelle les différentes parties du pied sortent de terre et se découvrent à nos yeux, mais qu'on doive même remonter jusqu'au temps où les organes divers se forment dans la jeune pousse toute grêle. A l'appui de cette dernière supposition nous pouvons surtout apporter

les recherches faites au Champ d'Expériences dans le but de trouver la cause de l'inégalité des ravages de la rouille jaune sur le Blé pendant les quatre années de 1890 à 1893 (Eriksson et Henning, I, 172, etc.). Ces recherches paraissent indiquer que l'eau tombée pendant le mois d'avril — époque bien antérieure à celle où les pustules de la rouille jaune commencent à apparaître en plus grande abondance — est ce qui détermine le caractère futur de l'année, comme année rouillée ou année non rouillée.

Alors il nous devient aussi compréhensible pourquoi une année est une année de rouille jaune pour le Blé d'automne, une autre une année de rouille brune pour cette Céréale et encore une autre une année de rouille noire pour l'Avoine, etc. C'est donc dans certaines différences internes entre les diverses formes de champignon et dans les conditions météorologiques, se produisant pendant la période critique, qu'on doit en chercher la cause. Il faut ainsi que ces conditions soient favorables au développement du champignon en question et qu'elles continuent à l'être durant un certain temps. Pour ce qui est enfin des différences signalées tout à l'heure, celles-ci consistent en une sensibilité inégale aux agents météorologiques et en ce que la crise n'arrive pas au même moment pour toutes les formes de champignon.

Grâce à la manière de considérer les choses que nous venons d'exposer, la disposition inégale des diverses sortes de Céréales — question jusqu'ici très mystérieuse — s'explique d'une manière assez naturelle. Comme on le sait (Eriksson et Henning, I, 326, etc.) on a essayé d'expliquer ce caractère changeant des sortes diversement, et c'est en général à une inégalité au point de vue mécanique dans le développement des cellules épidermiques qu'on a voulu l'attribuer. Or, on n'est pas parvenu à résoudre la question de la sorte. L'exposé ci-dessus, au contraire, nous amène à une tout autre explication de cette inégalité entre les sortes. *Comme bien disposée à la maladie il faut donc considérer une sorte de Céréale où le champignon est une fois devenu mêlé à la plante hospitalière dans un état de symbiose très intime et où cette symbiose est devenue fixe dans le cours des temps. C'est ce que nous avons appelé la* mycoplasma-symbiose. *Une sorte où aucune symbiose pareille ne s'est faite est, au contraire, à regarder comme point du tout ou très peu disposée à la maladie.*

Avec cela nous n'avons pas exclu la possibilité d'une éruption de maladie plus faible dans une sorte de Céréale point disposée à la maladie. C'est seulement qu'il faut l'attribuer, si elle a lieu, à l'*intervention de matières contagieuses du dehors*. Une telle inter-

vention peut se produire de deux façons. Ou bien le vent, les insectes, etc., peuvent amener de plantes voisines déjà malades des uredo- ou des æcidiospores aux plantes jusque-là indemnes. Ou bien il peut y avoir à la place même où se font les cultures des téleutospores du champignon en question, téleutospores germant en même temps que les grains, et introduisant ensuite dans les jeunes plantules le germe de la maladie.

Aux Céréales qui ne montrent que peu ou point de prédisposition à une forme de rouille — comme, par exemple, les Blés de Squarehead, de Walderdorff régénéré et d'autres variétés automnales vis-à-vis la rouille jaune, le Blé de printemps de Kolben vis-à-vis la rouille noire, l'Orge du Népaul vis-à-vis la rouille jaune, etc., — à ces Céréales ce que nous venons de dire au sujet de la santé apparente des grains nourris ne serait pas ainsi applicable. Un grain de Blé de Squarehead, etc., résultant d'une race depuis longtemps indemne et récolté à une localité où il n'y a eu depuis des années aucune éruption de rouille de la forme en question, un tel grain, dis-je, serait ainsi à considérer comme parfaitement sain.

h. *La plante hospitalière elle-même peut-elle tirer quelque profit de la mycoplasma-symbiose ?* — Les recherches faites au Champ d'Expériences nous ont fait voir que les variétés de Blé d'automne les mieux disposées à la rouille jaune — comme les Blés de Michigan Bronce et de Horsford, le Landreth's Hard Winter-Wheat, les Blés Blanc velouté et Rouge velouté, etc., — sont capables de très bien endurer le froid, tandis que les variétés, douées d'une grande résistance à cette rouille, se montrent en général plus sensibles à la température (Eriksson et Henning, I, 333, etc.).

Cet état des choses même motive parfaitement la question suivante : La mycoplasma-symbiose pourrait-elle vraiment rendre la plante hospitalière plus capable d'endurer le froid ? Car s'il en est ainsi — comme l'expérience nous l'a montré — que les variétés de Blé d'automne les mieux disposées à la rouille jaune sont à la fois les plus capables d'endurer le froid, cela ne peut dépendre que de deux choses. Ou bien les variétés en question ont possédé cette endurance contre le froid, à un plus haut degré que la plupart des autres sortes, même avant l'invasion du champignon ; — et cette invasion a eu lieu en Europe, c'est évident, la variété étant originaire de l'Amérique du Nord où cette rouille ne se rencontre pas, — ou bien ladite endurance contre le froid est une qualité acquise par la variété en même temps que le champignon y est entré et par cette invasion du parasite même.

Le nom même de *mycoplasma-symbiose*, par lequel on entend le

rapport intime entre la plante hospitalière et le champignon, fait aussi naître cette question.

Enfin, il y a encore une chose qui donne sujet de poser cette question, c'est-à-dire une certaine observation, faite au Champ d'Expériences à la fin de l'automne 1895. Comme toujours, nous avions cet automne ensemencé le champ d'essais de grains de plusieurs variétés automnales de Blé, de Seigle et d'Orge. Les variétés de Blé, cette fois-ci au nombre de 99, occupaient des parcelles d'essais de grandeur variée (de 4 à 25 mètres carrés), et toute cette partie du champ comprenait une aire d'environ 870 mètres carrés. Parmi ces 99 parcelles, il y en avait 5 portant du Blé de Michigan Bronce, toutes les 5 grandes de 4 mètres carrés et dispersées dans le champ d'essais parmi d'autres parcelles. Le 29 septembre, le 1er octobre et le 21 du même mois, toutes les 99 parcelles furent observées. Le 23 novembre enfin, 22 de ces parcelles seulement furent observées de nouveau, parce qu'elles offraient plus d'intérêt que les autres.

Le résultat de ces observations ressort du tableau XLII, ci-dessous.

Tabl. XLII. — **Uredo glumarum sur le brin du Blé d'automne en 1895.**

Observées le	Nombre des parcelles				
	Saines.	Intensité de la rouille jaune.			
		1	2	3	4
29 septembre........	99	0	0	0	0
1er octobre..........	14	85	0	0	0
21 —	3	25	63	8	0
23 novembre........	2	2	3	5	10

On voit que la rouille jaune, cette arrière-saison, s'était propagée dans le champ d'essais d'une manière égale et abondante, ce qui prouve que les circonstances extérieures lui avaient été favorables. Là-dedans il n'y a pourtant rien de très étonnant. Ce qui reste d'autant plus remarquable, c'est que des trois parcelles d'essais observées comme indemnes le 21 octobre il y en avait deux portant du Blé de Michigan Bronce et que ces deux parcelles semblaient indemnes même le 23 novembre. Dans les trois autres portions, portant le même Blé, la rouille avait atteint :

Le 1er octobre, le 1er degré d'intensité.
21 — 2e et 4e —
23 — 4e —

Les grains employés comme semence pour les deux portions, restées indemnes, avaient été récoltés en 1893. Des trois parcelles, devenues rouillées, deux avaient été ensemencées de grains récoltés en 1892, et une de grains reçus directement d'Erfurt.

Pourtant les différences entre les cinq parcelles ne semblaient pas rester là, car, à d'autres points de vue même, les deux parcelles indemnes étaient d'un aspect caractéristique contrastant vivement avec celui de toutes les autres portions d'essais. Les pieds sains n'étaient donc pas, comme les autres, petits, touffus et d'un vert foncé. Tout au contraire, ils devenaient grands et grêles, se ramifiaient peu et prenaient une couleur plus claire. Tout l'aspect en dénotait de la faiblesse et faisait aussi naître chez nous, lorsque la chose fut observée pour la première fois le 1er octobre, des soupçons que les pieds en question ne seraient pas en état d'endurer le froid de l'hiver prochain.

Ce phénomène — deux parcelles d'essais, couvertes d'une variété de Blé, depuis des années connue comme à la fois très vigoureuse et particulièrement disposée à la rouille jaune, mais ne produisant cette fois-ci que des pieds grêles, restant indemnes bien qu'entourés de plantes vigoureuses plus ou moins gravement rouillées — ce phénomène, dis-je, nous parut assez remarquable pour être fait l'objet d'un examen particulier plus détaillé.

Le 25 octobre, quelques jours après le dernier examen du champ d'essais, nous retirâmes ainsi de la terre quelques mottes de Blé. Quelques-unes d'elles résultaient d'une des parcelles couvertes de pieds grêles sans rouille, les autres d'une parcelle, portant des pieds vigoureux pleins de rouille et nés de grains récoltés en 1892. Avec précaution nous séparâmes ensuite les plantes que contenait chaque motte et en ôtâmes la poussière à force de les laver. Ensuite ces plantes, dont 73 résultaient de grains récoltés en 1893 et 50 de grains moissonnés en 1892, furent examinées en détail dans le laboratoire. Il s'agissait de déterminer pour chaque plante spéciale : 1° le nombre des pousses ; 2° la longueur de la pousse principale, à compter de l'endroit où le grain se trouvait ou s'était trouvé jusqu'à la base et au sommet du limbe de la feuille supérieure ; et enfin 3° la présence de rouille.

Le tableau XLIII, ci-après, montre le résultat de cet examen.

Arrêtons-nous d'abord à l'apparition de la rouille sur ces plantes. A chacun, et surtout à celui qui croit que la maladie naît et se propage exclusivement au moyen de germes contagieux, provenant de pieds voisins malades, il doit paraître étrange que deux parcelles d'essais portant une variété de Blé autrement fort bien disposée à

TABL. XLIII. — **Manière d'accroissement de brins d'automne de Blé de Michigan Bronce et intensité de la rouille sur eux en 1895**

(Les grains, employés pour semence récoltés n 892 et en 1893.)

SEMENCES résultant d la récolte de l'année.	NOMBRE des plantes examinées.	NOMBRE DES POUSSES DE CHAQUE PLANTE. Ordinaires.			Extraordinaires.	HAUTEUR du sommet de la gaine supérieure de la pousse principale au-dessus du collet.			LONGUEUR du limbe de la feuille supérieure.			N[os] des feuilles.	UREDO GLUMARUM. Nombre des feuilles montrant les degrés suivants de l'intensité de la rouille.					N[os] des feuilles.	UREDO TRITICINA. Nombre des feuilles montrant les degrés suivants de l'intensité de la rouille.				
		Max.	Min.	Moy.	Moy.	Max.	Min.	Moy.	Max.	Min.	Moy.		0	1	2	3	4		0	1	2	3	4
												1	8	20	12	7	3	1	31	19	0	0	0
												2	13	17	9	11	0	2	29	21	0	0	0
1892	50	5	2	3,04	0,16	85	35	60	220	40	145,8	3	3	27	12	3	0	3	35	15	0	0	0
												4	.	12	0	0	0	4	50	0	0	0	0
												5	.	1	0	0	0	5	.	0	0	0	0
												1	73	0	0	0	0	1	70	3	0	0	0
												2	73	0	0	0	0	2	65	5	0	0	0
1893	73	4	4	2,74		135	45	94	330	95	199,9	3	73	0	0	0	0	3	72	1	0	0	0
												4	73	0	0	0	0	4	73	0	0	0	0

la maladie en question soient restées tout le temps parfaitement saines. De plus il est à remarquer que ces deux portions indemnes avaient été entourées d'autres, portant, elles aussi, du Blé, mais montrant, même vingt-quatre jours plus tôt, bien des traces de rouille et portant le jour en question, c'est-à-dire le 25 octobre, de la rouille en assez grande abondance. En voilà donc une preuve à ajouter à toutes celles données déjà, preuve de ce que la source principale de la rouille ne peut pas être à chercher au dehors de la plante, mais qu'elle existe, au contraire, dans la plante elle-même. L'apparition plus ou moins vigoureuse de la maladie ou son absence éventuelle dépend donc de l'état du sol et de la température — si la maturation du germe interne de maladie ou la transmission du champignon de l'état mycoplasmatique à l'état mycélien en a été favorisée ou non.

La rouille brune même apparaissait, comme nous trouvons par le tableau ci-dessus, en bien moins grande abondance sur les plantes résultant de grains récoltés en 1893 que sur celles nées de grains moissonnés en 1892.

L'absence complète de rouille jaune dans les deux parcelles de Blé de Michigan Bronce qui avaient été ensemencées de grains, récoltés en 1893, était accompagnée par un développement anormal des pieds eux-mêmes. La grandeur moyenne des pousses principales de celle-ci — c'est-à-dire la distance entre le collet et le sommet de la gaine supérieure — montait

Dans les plantes normales à	60 centimètres.
— anormales à	94 —

ainsi dans ces dernières à 56,67 p. 100 plus que dans ces premières.

Le limbe supérieur atteignait

Dans les plantes normales, une longueur de.........	145,8 centimètres.
— anormales —	199,95 —

c'est-à-dire dans celles-ci 37,14 p. 100 plus que dans celles-là.

En même temps le nombre des pousses de chaque plante descendait

Pour les plantes normales, de	3,04
— anormales, à	2,72

c'est-à-dire de 9.87 p. 100.

De chacune de ces deux espèces vous voyez représentée ci-après une plante typique (fig. 10).

Il reste maintenant à rechercher ce qui a pu causer cette inégalité évidente entre les deux espèces de plantes. La récolte de Blé d'automne et surtout de la variété de Michigan Bronce de l'année 1893 était-elle, à quelque point essentiel, différente des récoltes des autres

années et — si cela était le cas — comment ? En considérant l'état des choses en 1893, nous voyons que la rouille jaune apparaissait cette année-là sur le Blé d'automne d'une manière point ordinaire. Au commencement la chose était, tout de même, à peu près la même que ous les autres ans, et cinq parcelles furent observées comme rouillées le 29 avril. Or, après cela, la maladie n'atteignait point cette année-là une propagation considérable. Au contraire, elle n'avait envahi, même le 26 juin, que 7 parcelles parmi 81, le deuxième degré de développement comme maximum. Même aussi tard que le 10 août la moitié du nombre des parcelles restaient encore indemnes, et dans les épis on ne voyait, ce jour-là, que quelques traces isolées dans 2 parcelles parmi 59 (Eriksson et Henning, I, 170). En 1892, l'intensité de la rouille jaune dans le Blé de Michigan Bronce avait été fixée, le 15 juin, au quatrième degré de développement sur les feuilles et sur les pailles. Le 5 juillet, elle avait commencé à apparaître dans les épis, et une semaine plus tard, le 12 juillet, elle y avait atteint le maximum de son développement. Dans la même variété de Blé, cette rouille n'apparaissait pas en 1893, avant le 26 juin. C'était alors sur les feuilles qu'on la trouvait, et un peu plus tard, le 8 juillet, elle y avait atteint le deuxième degré de développement. Le 18 du même mois, elle était parvenue au maximum de son extension (degré 4). Dans quelques épis tardifs on voyait, le 29 juillet, quelques traces toutes faibles de cette rouille, mais la plupart des épis — tous ceux dont nous reçûmes la récolte mûre de cette année-là — ne montraient aucune fois la moindre trace de rouille.



Fig. 10. — Pieds de Blé de Michigan Bronce, le 25 octobre 1895, les grains ayant été semés le 27 août. Le premier pied (1) résultant de la récolte rouillée de l'année 1892, le second (2) de la moisson indemne de l'année 1893.

On peut en déduire ce qui suit. Au commencement de l'été 1893 les circonstances extérieures, nécessaires au développement de la rouille jaune, ont dû y être particulièrement défavorables, et il est bien concevable que cela même ait causé un abaissement de la vitalité du champignon, abaissement si grand que le champignon en est devenu presque complètement supprimé dans les organes — les grains — où il continue autrement à vivre d'année en année. Il se pourrait que le caractère du grain même se fût modifié et que l'accroissement anormal des pieds de la récolte de 1893 et l'absence de rouille sur eux en fussent le résultat. La *grande endurance contre le froid* que montre le Blé en question et, en général, les variétés de cette Céréale qui ont une disposition particulière à la rouille jaune serait alors à considérer comme une *qualité acquise et fixée avec et par la symbiose* entre la plante nourricière et le champignon. Cette symbiose devrait ainsi être utile à la plante nourricière.

Nous vîmes se confirmer les craintes qu'au premier coup d'œil même l'accroissement anormal des pieds de Michigan Bronce, résultant de la récolte de 1893, nous avait inspirées, craintes que ces plantes ne fussent pas en état d'endurer le froid de l'hiver devant suivre. Au printemps 1896, le 29 avril, en observant le champ d'essais pour la première fois, nous trouvâmes tous les pieds morts dans les deux parcelles en question, tandis que dans les trois autres, portant la même variété de Blé — deux de la récolte de 1892 et une de semence originale — les pieds se montraient très vigoureux. Dans la plupart des autres portions de Blé il en était de même.

L'automne 1896, cet essai fut refait avec plusieurs semences différentes de Blé de Michigan Bronce, et le résultat en fut semblable à celui signalé dans ce qui précède. Il y avait cette fois-ci 6 portions ensemencées de ce Blé et disséminées dans le champ d'essais. Dans 4 de ces portions la semence était de la moisson de l'année 1892, dans 1 de celle de l'année 1893 et dans 1 enfin elle avait été reçue d'Erfurt en 1892. Le tableau XLIV, ci-après, montre le résultat de cet essai. Les pieds résultant de la récolte de l'année 1893 devinrent fort grêles et ne portaient aucune fois une seule trace de rouille. Sous ces rapports ils ne ressemblaient pas ainsi aux pieds des autres parcelles. Au printemps 1897, ceux-là étaient aussi morts tandis que ceux-ci vivaient toujours.

Il est évident qu'il ne faut point d'une seule recherche semblable ou de quelques-unes même tirer une conclusion de valeur générale, en disant que la présence du champignon donne en effet à la plante hospitalière un avantage dans la lutte pour l'existence, c'est-à-dire en ce cas une plus grande endurance contre le froid. Une telle con-

TABL. XLIV. — **Manière d'accroissement de brins d'automne de Blé de Michigan Bronce et intensité de la rouille jaune sur eux en 1896.** (Les grains employés comme semences résultant de différentes années.)

Nos DES ESSAIS.	SEMENCE résultant de la récolte de l'année.	MANIÈRE d'accroissement des pieds à l'arrière-saison, du 22 septembre au 15 octobre.	INTENSITÉ DE LA ROUILLE JAUNE.	
			22 septembre.	15 octobre.
1	1892	Normale.	0	3
2	—	—	0	2
3	—	—	0	2
4	—	—	0	3
5	1893	Anormale.	0	0
6	Originaire d'Erfurt.	Normale.	0	1

clusion devient encore moins justifiée si l'on considère le fait que le Blé de Michigan Bronce est la seule variété au sujet de laquelle nous avons remarqué ce phénomène.

L'automne 1895, il y avait au Champ d'Expériences deux parcelles de Blé de Horsford, ensemencées l'une de grains de la récolte de 1890 et l'autre de grains de 1893. L'automne suivant, 1896, on y avait semé quatre portions d'essais dont trois avaient été ensemencées des grains des récoltes de 1890, de 1892 et de 1893 et une des grains reçus d'Erfurt en 1892. Les plantes de toutes ces parcelles diverses ne présentaient pourtant entre elles, au sujet ni de la manière d'accroissement, ni de l'intensité de la rouille, ni enfin de l'endurance du Blé contre le froid, aucune différence notable. Elles se développaient toutes d'une manière normale, devenaient rouillées et continuaient à vivre durant l'hiver.

Il se pourrait que les deux variétés de Blé en question, — le Michigan Bronce et le Horsford, — tout en paraissant parfaitement pareilles au point de vue de l'endurance contre le froid et de la résistance à la rouille, eussent en effet une force réactive inégale contre des conditions aussi anormales que celles se produisant au commencement de l'été 1893, et qu'ainsi l'une des deux sortes eût succombé plus vite que l'autre sous le poids de ces conditions. Or, il se pourrait aussi que la source des singularités observées dans le Blé de Michigan Bronce pendant les automnes 1895 et 1896 fût à chercher autre part. Quoi qu'il en soit, ces singularités nous ont paru dignes d'être signalées ici, sinon pour autre chose, toujours pour faire naître de nouvelles recherches sur ce sujet.

1. *Les états mycoplasmatiques des diverses formes de rouille sont-ils différents au point de vue biologique ?* — Les études, faites pen-

dant ces dernières années, dans le but d'apprendre à connaître, dans les diverses formes de rouille, l'origine et l'accroissement des taches de pustules aussi bien sur les jeunes feuilles tendres des brins d'automne, que sur les feuilles qu'on trouve en été bien au haut des pieds, ont mis en évidence que les diverses formes de rouille présentent entre elles de grandes différences au point de vue biologique.

Regardons, par exemple, quelques figures présentées autre part (Eriksson et Henning, I, Taf. V), figures donnant une idée claire de la présence des *Uredo graminis* (fig. 51), *U. glumarum* (fig. 52) et *U. triticina* (fig. 53) sur des feuilles de brins d'automne et de l'*Uredo simplex* (fig. 54) sur des brins d'Orge d'hiver, toutes les figures datant d'observations faites pendant l'arrière-saison 1892. Ce qui alors ne peut que nous frapper c'est la grande inégalité entre l'*Uredo graminis* d'un côté et l'*Uredo glumarum* de l'autre. Dans cette première forme la tache de pustules était, dès le début même, de très peu d'étendue, et durant les huit jours, où un accroissement de cette tache était vraiment à remarquer, elle ne s'agrandissait que très peu. Tout cela fait soupçonner que l'énergie interne de se développer et de se propager y était, du moins pendant toute l'arrière-saison, très faible. Dans la dernière forme, au contraire, l'étendue de la tache de pustules, très considérable même au commencement, et son accroissement vigoureux, rapide et continu pendant quarante et un jours, prouvent une énergie interne fort remarquable.

Peut-être voudra-t-on faire ici l'objection que ces inégalités entre les formes, au point de vue de l'étendue et de l'accroissement des taches de pustules, pourraient dépendre d'un pouvoir germinatif inégal ou d'une faculté de contamination différente des spores de ces formes et non d'une qualité interne du germe de maladie qui a donné naissance à ces spores. Ce qui est ici bien à remarquer c'est qu'on remarque peu de vigueur et de propagation dans la forme dont les uredospores germent difficilement, tandis que l'espèce dont les uredospores germent facilement se montre bien vigoureuse. Ainsi tout le contraire de ce qu'il y aurait lieu d'attendre. Comparons du reste ces manières de développement avec celles des *Uredo triticina* et *U. simplex*, manières qui ne sont point les mêmes. En ce cas on pourrait bien être tenté d'attribuer un grand nombre des pustules tardives — celles marquées avec du noir et avec du bleu — à des inoculations essentiellement nouvelles. Mais il y a alors une chose bien difficile à expliquer, c'est-à-dire le fait que l'*Uredo triticina* a pu atteindre, dès le 7 au 15 octobre, une telle propagation que l'indiquent les taches rouges et vertes dans la figure 53, tandis que

l'*Uredo graminis* en même temps n'est parvenu qu'à une propagation peu considérable, comme le montre la figure 51, et cela bien que les spores de cette première forme soient beaucoup plus capricieuses que celles de cette dernière. Il est évident que les différences signalées ne peuvent être attribuées qu'à une certaine inégalité interne entre les diverses formes de champignon, inégalité se manifestant pendant la phase de développement qui précède immédiatement la formation des pustules et des spores, c'est-à-dire la phase que nous avons appelée ici l'*état mycoplasmatique* du champignon. On a alors à se figurer cette inégalité comme une différence biologique se faisant reconnaître par la manière dont cet état, dans les formes diverses, parvient à sa maturité et donne naissance à l'état mycélien.

En observant dans les différentes formes de champignon l'extension au commencement et l'accroissement continu de jour en jour des taches de pustules primaires — c'est-à-dire celles qui en été sont les premières à apparaître sur les parties supérieures des pieds — on arrive à la même conclusion. Dans l'*Uredo glumarum* (Eriksson et Henning, I, Taf. VI, fig. 66) on trouve les premières taches de pustules vers le milieu ou à la fin du mois de juin. Dès le début même elles se montrent à la fois très longues et très vigoureuses et continuent ensuite à s'allonger vers le haut comme vers le bas de la feuille. Après trois à six jours seulement elles sont devenues considérablement plus grandes. Tout porte ainsi à croire que le mycélium de cette forme possède une force de développement interne toute remarquable.

Lorsqu'il s'agit des taches de pustules primaires de l'*Uredo graminis* (Eriksson et Henning, I, Taf. II, fig. 17-19), qui à la fin de l'été sont les premières à apparaître sur l'Avoine, la chose se présente d'une tout autre manière. Pour ce qui concerne l'apparition de cette forme sur les autres Céréales, il en est presque de même. On commence ainsi toujours par en distinguer une seule pustule plus ou moins longue. Celle-ci s'allonge ensuite lentement vers le haut comme vers le bas, et est, au bout de cinq jours, souvent deux fois plus longue qu'au début. Après cinq jours encore, elle se montre de nouveau plus longue du double. En ce moment même de nouvelles pustules commencent à apparaître, et au bout de huit jours encore — ainsi dix-huit jours après l'éruption de la première pustule — celles-ci sont devenues assez nombreuses. Seulement après dix à dix-huit jours on peut ainsi parler d'une vraie tache de pustules Les nouvelles taches de pustules ne sont pas seulement situées dans la partie du limbe, renfermée par deux nervures parallèles, où s'est

montrée la première pustule, mais on les trouve aussi bien dans les parties du limbe contiguës à celle-là. En outre les uredospores de cette forme de rouille germent en général très facilement, et ce qui est encore à remarquer, c'est que le temps d'incubation qu'il faut après une inoculation d'*Uredo* avec cette espèce de rouille s'élève à huit ou dix jours. De tout cela il suit qu'il n'y a en ce cas rien qui nous défende de regarder la plupart de ces nouvelles pustules comme causées par de nouvelles inoculations, au moyen de spores provenues de la première pustule. Il faut que les états mycoplasmatique et mycélien soient ici moins vigoureux, et l'on a alors à se figurer cette faiblesse rachetée parce que les uredospores possèdent une faculté de germination et de contamination plus considérable.

k. *Le même grain ou le même rhizome peut-il renfermer les mycoplasma de plusieurs formes de rouille diverses ?* — Les recherches que nous avons faites dans le cours des années ont fait voir que, sur les Céréales cultivées chez nous, il y a deux ou plusieurs formes de rouille qui apparaissent de telle manière que le montre la table suivante :

Sur le Seigle. —	1. Le	*Puccinia graminis*......	Rouille	noire.
—	2.	— *dispersa*......	—	brune.
—	3.	— *glumarum*....	—	jaune.
Sur le Blé.	1.	— *graminis*.....	—	noire.
—	2.	— *triticina*......	—	brune.
—	3.	— *glumarum*....	—	jaune.
Sur l'Orge.	1.	— *graminis*.....	—	noire.
—	2.	— *glumarum*.....	—	jaune.
—	3.	— *simplex*.......	—	naine.
Sur l'Avoine.	1.	— *graminis*......	—	noire.
—	2.	— *coronifera*....	—	à couronne.

S'il est donc ainsi, comme j'ai cherché à le prouver dans ce qui précède, que la source principale de la maladie de la rouille — de quelle espèce spéciale qu'elle soit — est à chercher dans le grain lui-même, dans un germe de maladie vivant en lui dans un état de mycoplasma, une question nouvelle vient s'imposer à nous. Un seul et même grain peut-il contenir des germes de plusieurs formes de rouille ? Pourrait-on ainsi, par exemple, dans du Blé récolté à Stockholm, trouver un germe de maladie de la rouille noire, un tel de la rouille brune et encore un de la rouille jaune ? Peut-être est-ce même là une conséquence à laquelle nous mène nécessairement la théorie en question.

Donner à cette question, si difficile à résoudre, une réponse parfaitement exacte et épuisant complètement le sujet, ce ne serait pas

bien possible à l'heure actuelle. Pour le moment il faudra ainsi se borner à demander si, pendant les années passées, on a fait en plein champ quelques observations qui puissent venir à l'appui d'un tel soupçon. Voyons ce qu'il en est.

Plus d'une fois nous avons, dans ce qui précède, attiré l'attention sur ce qu'il existe, entre les diverses formes de rouille, apparaissant sur la même Céréale, un certain *antagonisme*. Ainsi c'est tantôt l'une, tantôt l'autre forme de rouille qui prédomine sur la Céréale en question. En 1890 et en 1892 la rouille jaune apparaissait ainsi au Champ d'Expériences sur le *Blé* comme la forme prédominante ; sur certaines variétés de cette Céréale — les sortes les plus disposées à la rouille jaune — elle était presque la seule. En 1893, il en fut tout le contraire, car voilà la rouille jaune qui atteint alors un développement peu considérable dans la plupart des sortes, excepté seulement les plus disposées à la rouille jaune. Sur les feuilles et sur les chaumes elle ne surpassait pas en général le premier degré d'intensité, et quant aux épis, c'est à peine si elle y parvenait une seule fois. En revanche, la rouille noire et surtout la rouille brune se développaient très bien, et cette dernière forme atteignait plus d'une fois sur les feuilles les troisième et quatrième degrés d'intensité. En 1896, la rouille brune parvenait, tout de même, à un développement encore plus remarquable, et voilà pourquoi cette année-là a été nommée une « année de rouille brune » pour le Blé. Cette année, la rouille en question apparaissait en grande abondance non seulement sur les feuilles, comme par exemple en 1893, mais en outre, dans quelques sortes — probablement particulièrement bien disposées à la rouille brune — sur les gaines. La rouille jaune, au contraire, était, cette année-là, très peu développée. Sur les feuilles, la rouille brune atteignait ainsi les troisième et quatrième degrés d'intensité dans 25 parcelles d'essais parmi 90 et en outre le second degré dans 9 parcelles. La rouille jaune et la rouille noire, au contraire, ne parvenaient au même degré de développement que dans 4 à 5 parcelles. En 1898, il en fut de même. La rouille brune parvenait alors, sur les feuilles, aux troisième et quatrième degrés de développement dans 29 cas et au second degré dans 2 cas parmi 50, tandis que l'intensité de la rouille noire fut fixée dans 2 cas parmi 50 au chiffre 2 et dans 5 cas au chiffre 2. L'année 1893, presque dépourvue de rouille jaune, et les années 1896 et 1898, non rouillées, furent ainsi, en revanche, des années de rouille brune.

L'année 1894 a été signalée, dans ce qui précède (p. 88), comme une année de peu de rouille jaune. Cette rouille atteignait alors les troisième et quatrième degrés de développement dans 17 cas

parmi 84 et en outre dans 18 cas le second degré. La rouille noire apparaissait pourtant, cette année-là encore, plus abondamment, car elle parvenait dans 33 cas aux degrés 3 et 4, dans 23 cas au degré 2. La rouille brune, au contraire, était peu commune; elle atteignait dans 2 cas seulement le second degré de développement, mais ne le surpassait jamais. Nous pouvons aussi regarder cette année-ci comme une « année de rouille noire fort grave » pour le Blé.

Comme nous l'avons dit plus haut (t. XIV, p. 91), nous trouvons le même antagonisme entre les deux formes de rouille — la rouille noire et la rouille à couronne — qui attaquent l'*Avoine*. Nous apprenons (Hitchcock et Carleton, I, 6) que dans l'Amérique du Nord, à une certaine localité, la rouille à couronne apparaissait en 1892 sur l'Avoine comme la rouille prédominante, tandis que la rouille noire s'y montrait fort peu abondante. L'année 1893, il en fut tout le contraire. La rouille noire abondait alors à cette localité, tandis qu'on pouvait à peine découvrir une seule trace de rouille à couronne.

Au Champ d'Expériences, nous avons remarqué exactement la même chose, et cela bien que la rouille à couronne, à cette place, semble se trouver tout près de la périphérie de sa distribution et que, par conséquent, elle soit à y regarder comme fort inférieure à la rouille noire en vitalité interne. En 1894, la rouille noire y abondait, tandis que la rouille à couronne n'apparaissait presque pas du tout. En 1892 et en 1893, au contraire, la rouille à couronne avait été abondante, mais la rouille noire peu commune. En 1897, la rouille noire atteignait, dans la plupart des parcelles d'Avoine, les troisième et quatrième degrés d'intensité, tandis que la rouille à couronne apparaissait à peine dans une seule parcelle. L'année suivante (1898) il en fut le contraire, car la rouille à couronne apparaissait alors en assez grande abondance dans la moitié du nombre des parcelles, tandis que la rouille noire, dans quelques cas seulement, parvenait au troisième ou au quatrième degré de son développement.

On voudra attribuer les faits signalés, c'est-à-dire l'*envahissement d'une certaine Céréale tantôt par une forme de rouille, tantôt par une autre*, à ce que les périodes de développement des diverses formes de rouille ne sont pas les mêmes. Parmi les formes qui attaquent le Blé, la rouille jaune est celle qui apparaît la première. En général elle produit des ravages sur cette Céréale dès le milieu du mois de juin. Vient ensuite la rouille brune dès le commencement de juillet. Vers la fin de ce mois la rouille noire commence aussi à apparaître. Parmi les formes qui vivent sur l'Avoine, la rouille

noire est la première à se montrer. Elle commence à envahir les pieds à la fin du mois de juillet. Dès le milieu ou dès la fin d'août la rouille à couronne apparaît aussi sur cette Céréale.

Mais quelle forme prédominera donc sur la Céréale? Cela dépend, continue-t-on, du moment où se produisent les conditions favorables à la formation des spores et à l'inoculation. Si ces conditions ont lieu au commencement de l'été, c'est par la rouille jaune que le Blé devient surtout envahi ; si elles tombent un peu plus tard, c'est la rouille brune surtout qui produit des ravages sur cette Céréale, et si, enfin, elles arrivent encore plus tard, c'est la rouille noire qui devient prédominante.

Il en est de même avec l'Avoine. S'il y a, au commencement de l'été, une température favorisant le développement de la rouille, l'Avoine devient ainsi envahie par la rouille noire, autrement par la rouille à couronne.

Une telle explication n'est pourtant — voilà ce qu'il faut bien remarquer — qu'une explication plutôt superficielle. Les conditions météorologiques — quelles qu'elles soient — ne peuvent jamais créer a maladie, seulement la favoriser à un degré plus ou moins considérable. Dans chaque cas spécial il faut un germe de maladie sur le développement duquel la température exerce toujours une certaine influence. Dans ce qui précède, nous avons produit bien des raisons parlant en faveur de ce que ce germe de maladie — de quelle forme de rouille qu'il soit et de quelle Céréale qu'il s'agisse — est à chercher principalement dans la plante elle-même, et il est à supposer qu'il existe dans l'embryon du grain même sous la forme d'un mycoplasma vivant là d'une vie latente durant un temps plus ou moins consirable. Dans le cas où la forme de rouille la plus précoce d'une certaine Céréale, à cause de conditions météorologiques défavorables, n'est pas parvenue à son développement, il est ainsi dans l'ordre de la nature qu'une autre forme, plus tardive, en prend la place, pourvu qu'elle ait été exposée à des circonstances plus favorables à son développement.

Le seul moyen d'expliquer cette chose est de supposer que, *dans le grain, il y a eu les germes de toutes les formes de rouille qui, à la localité en question, apparaissent sur la Céréale* ou la variété dont il s'agit. En parlant du Blé, nous avons ainsi un mycoplasma de la rouille jaune, un tel de la rouille brune et encore un de la rouille noire, et pour l'Avoine, enfin, il y a un mycoplasma de la rouille noire et un tel de la rouille à couronne.

Les conclusions que nous venons de tirer de la nouvelle théorie sur l'origine de la rouille des Céréales pourraient bien, au premier

abord, paraître décourageantes. Il y aurait donc dans le même grain les germes de toutes les formes de rouille qui, en état de liberté, apparaissent sur la variété en question. Mais comment donc cela serait-il possible, et où en trouver l'explication ? A l'heure actuelle, une réponse péremptoire à ces questions serait trop demander, puisque la théorie n'est encore que dans la première phase de son développement. C'est à l'avenir de résoudre ces questions.

Mais ce que nous pouvons toujours demander, c'est si, pendant les années passées, on a fait quelques observations spéciales qui puissent être en rapport avec une telle multiplicité de formes de mycoplasma dans le même grain ou dans le même rhizome. Peut-être de telles observations, si elles ont été faites, pourraient-elles même, par la supposition de cette multiplicité, gagner une explication convenable. En effet, ce n'est pas en vain qu'on cherche à en trouver. Je fais ici allusion à quelques singularités au sujet de la *localisation des divers champignons*, apparaissant sur une certaine Céréale ou Graminée.

Occupons-nous, pour commencer, du Blé. Nous voyons alors que, dans les sortes bien disposées à la maladie, la rouille jaune envahit les plantes presque entièrement. Toute la plante devient ainsi attaquée, même si c'est d'une manière inégale et à moments inégaux, suivant les différentes périodes de développement des organes divers. Dans le cas où un germe contient un mycoplasma de la rouille jaune, c'est ainsi dans presque toutes les parties diverses de ce germe qu'on doit en trouver.

Il n'en est pas ainsi avec les deux autres formes de rouille qui attaquent le Blé, c'est-à-dire la rouille brune et la rouille noire. Dans des années normales, la rouille brune est aux environs de Stockholm, en général, limitée aux limbes. En tout cas, ce n'est que sur eux qu'on trouve les uredospores et les téleutospores du champignon. Par exception seulement — comme par exemple en 1896 — nous avons, dans certaines variétés de Blé, remarqué cette rouille même sur les gaines, mais alors toujours dans l'état de Puccinia. S'il y a, dans l'embryon, un mycoplasma de la rouille brune, il faudra que celui-ci existe surtout dans les parties qui vont donner naissance aux limbes. Au moins il est à croire que, dans notre climat froid, ce n'est que dans ces parties-là que le mycoplasma peut atteindre le développement qu'il lui faut et parvenir à sa maturité.

Pour parler enfin de la localisation de la rouille noire sur le Blé, il est incontestable que la maladie apparaît et atteint son développement principal presque exclusivement sur les gaines. Chez nous du moins il faudra donc qu'un mycoplasma de la rouille noire, contenu

dans l'embryon d'un grain de Blé, existe surtout dans les parties d'où vont se développer les gaines.

Des deux formes de rouille qui attaquent l'Avoine, l'une, c'est-à-dire la rouille noire, est, chez nous, presque toujours limitée aux gaines et aux chaumes, et cela aussi bien à sa première apparition que pendant son développement continu. L'autre forme, la rouille à couronne, au contraire, n'envahit presque jamais que les limbes (1). Cette localisation inégale des deux formes est évidemment à mettre en rapport avec une localisation inégale dans l'embryon même. Le mycoplasma de la rouille noire doit aussi exister dans les parties de l'embryon qui vont donner naissance aux gaines, celui de la rouille à couronne dans les parties d'où vont se développer les limbes.

Dans les formes de rouille qui attaquent certaines Graminées sauvages, comme par exemple le *Triticum repens* et le *Bromus secalinus*, nous avons remarqué une localisation encore plus fixée. La première de ces deux Graminées est, aux environs de Stockholm, attaquée par trois formes de rouille — la rouille noire, la rouille jaune et la rouille brune — énumérées ici d'après l'abondance et l'intensité de leur apparition. Dès le début, la rouille noire apparaît ainsi en général sur les gaines, et, dans les cas où l'on y trouve aussi la rouille jaune ou la rouille brune, elle est presque exclusivement limitée à ces parties de la plante. La rouille jaune et la rouille brune, au contraire, dont l'une semble vivre à une localité, l'autre à une autre, n'apparaissent presque jamais que sur les limbes. Pour cette Graminée, on a ainsi à se figurer un mycoplasma de la rouille noire dans les gaines du rhizome et ensuite un mycoplasma de la rouille jaune et un tel de la rouille brune dans les limbes de celui-ci.

Sur le *Bromus secalinus* on trouve, chez nous, deux formes de rouille — la rouille brune et la rouille noire — celle-là très commune, mais celle-ci en général peu abondante. Quelquefois on a observé toutes les deux formes simultanément sur les mêmes pieds, mais la localisation de chacune a alors été très saillante. Autre part, un tel cas a été cité (Eriksson, XXI, 272). De grains, semés le 4 août 1896, se levaient des pieds qui pendant toute l'arrière-saison de cette saison-là — le 3 octobre aussi bien que le 27 de ce mois — restaient indemnes. Or, dès l'année suivante, ces pieds commençaient à montrer des traces de la rouille noire. Le 30 juin, on en trouva ainsi sur une gaine, et plus tard, à la fin du mois de juillet, presque toutes les gaines étaient pleines de pustules d'Uredo

(1) En Scanie, mais surtout en Allemagne comme par exemple à Göttingen, la rouille à couronne apparaît en abondance même sur les gaines.

de cette forme de rouille. Simultanément les limbes se montraient grièvement envahis de pustules d'Uredo de la rouille brune. La localisation de cette première forme de rouille était surtout très prononcée, et bien qu'on eût cherché très soigneusement, on n'a pu découvrir aucune pustule d'Uredo de la rouille noire sur les limbes. Même en ce cas, on pourrait se figurer la localisation inégale des deux formes de rouille sur les plantes développées, comme la suite d'une localisation différente de ces formes dans le germe lui-même.

Si quelqu'un veut attribuer ces singularités à ce que les organes divers seraient inégalement disposés aux différentes formes de rouille, nous pouvons répondre à cela que les essais d'inoculations exécutés au Champ d'Expériences avec l'*Uredo graminis* sur les *Triticum repens* et *Bromus secalinus* ont, à très peu d'exceptions près, eu lieu sur les limbes justement et non sur les gaines. Il est à remarquer que ces essais ont presque toujours donné des résultats positifs, pourvu que la matière contagieuse ait été prise de la forme spécialisée de la rouille noire qui est liée aux Graminées en question.

Tant qu'on ne pourra pas donner une autre explication de cette différence entre l'état spontané et les inoculations, il faudra donc considérer les phénomènes que nous venons de signaler comme un appui de l'hypothèse que le même grain ou le même rhizome peut contenir plusieurs germes de maladie.

1. *Pourrait-on, par un traitement mécanique de la semence, tuer un germe de maladie, vivant là d'une vie latente sous la forme d'un mycoplasma?* — Les opinions sur l'origine de la rouille, énoncées dans cet ouvrage — que la source principale de la rouille consiste en un germe de maladie vivant d'une vie latente dans les sortes les plus disposées à la maladie — amènent la question suivante : N'y aurait-il pas quelque traitement mécanique — comme par exemple la mise en trempe de la semence dans des liquides destinés à tuer des champignons ou l'échauffement des grains jusqu'à un certain degré de chaleur, etc. — qui pût tuer le germe de la maladie? Que la chance de réussir en employant de tels traitements se soit montrée si petite, cela ne doit pas surprendre ceux qui ont bien pénétré la théorie sur l'origine de la rouille exposée dans cet ouvrage. Lorsqu'il s'agit d'une symbiose aussi intime que celle dont il est ici question — symbiose entre deux organismes dans l'état plasmatique — il doit, *a priori* même, sembler invraisemblable qu'un traitement mécanique quelconque de la semence malade puisse tuer l'une des symbiontes ou lui nuire sans tuer ni nuire à l'autre.

Cette supposition a aussi été confirmée par les expériences gagnées au Champ d'Expériences, dans le cours des années. En 1891, vers l'automne, on y avait ainsi semé — parallèlement à quelques semences de Blés d'automne de Michigan Bronce et de Horsford dont nous avons parlé dans ce qui précède (p. 75, tabl. XXXIII) — six semences de chacune de ces deux sortes. Ces semences-là résultaient de différentes années, et quelques-unes d'elles avaient été soumises à divers traitements mécaniques. En outre, il y avait aussi quatre semences, deux de chacune de ces deux variétés, résultant de l'année 1890. Les grains, employés pour deux des quatre parcelles, avaient été soumis, comme secs, à un traitement à eau chaude, suivant la méthode instituée par Jensen. On a voulu par ce moyen chercher à prévenir toute apparition de charbon dans les pieds. Pour les deux autres parcelles, on s'était servi de grains qui, durant quelques heures, avaient été laissés dans de l'eau pour gonfler et qui ensuite avaient subi le même traitement que ceux nommés tout à l'heure.

Le tableau XLV, ci-dessous, en montre les résultats. Nous voyons ainsi qu'aucune différence ne s'est montrée au point de vue de

TABL. XLV. — **Traitement à eau chaude, institué par Jensen, essayé comme moyen de protection contre la rouille jaune dans le Blé d'automne.**

(De 1891 à 1893.)

Nos DES ESSAIS.	VARIÉTÉS DE BLÉ.	TRAITEMENT DES SEMENCES.	DEGRÉS DE L'INTENSITÉ DE LA ROUILLE. En 1891.		En 1892. sur feuilles et sur pailles.				En épis.	
			9 oct.	27 oct.	30 avril	27 mai.	17 juin.	27 juin.	5 juill.	15 juill.
1-6	Michigan Bronce.	Non traitées (tabl. XXXIII).	2-4	3-4	0-2	0-3	2-4	3-4	0-1	4
7		Grains secs mis en trempe.	2	3	1	3	4	4	.	4
8		— humectés —	3	4	1	3	4	4	1	4
9-14	Horsford	Non traitées (tabl. XXXIII).	1-3	3-4	0-1	3-4	4	4	1	4
15		Grains secs mis en trempe.	1	2	2	3	4	4	1	4
16		— humectés —	0	2	2	3	4	4	1	4

l'intensité de la rouille jaune entre les grains traités et ceux non traités. Il en est ainsi aussi bien quand il s'agit de l'éruption proleptique de la maladie sur le brin, à l'arrière-saison, que lorsqu'il est question de son apparition, proprement dite, sur les plantes, l'été suivant.

En 1892, vers l'automne, on organisa quelques essais nouveaux, eux aussi avec du Blé d'automne de Michigan Bronce et de Horsford. en employant dans quelques-uns d'eux le traitement à eau chaude de Jensen, dans les autres un remède, offert au public, il y avait quelques années, sous le nom de « Germinateur » et recommandé contre les champignons. L'ensemencement eut lieu le 2 septembre, et le tableau XLVI, ci-dessous, en montre le résultat.

Dans ce tableau, on remarque, tout de même, chez les parcelles ensemencées de grains mis en trempe, une certaine tendance à être moins grièvement envahies par la rouille. Mais *la différence n'est*

Tabl. LXVI. — **Traitement à eau chaude de Jensen et le remède « Germinateur », essayés comme moyens de protection contre la rouille jaune dans le Blé d'automne.**

(De 1892 à 1893.)

Nos des essais.	Variétés de blé.	Traitement des semences.	Degrés de l'intensité de la rouille. 1892 17 oct.	1892 7 nov.	1893 26 juin.	1893 8 juill.	1893 18 juill.	1893 29 juill.
1	Michigan Bronce.	Avec le « Germinateur ».........	1	1	0	1	1	3
2		Mise en trempe pendant dix minutes dans de l'eau froide et pendant dix minutes dans de l'eau chaude..................	0	1	0	0	1	2
3		— — —	0	1	0	2	4	4
4		— — —	0	2	0	2	3	4
5		— — —	0	2	0	0	0	1
6	Landreth's, Hard Winter-Wheat.	Avec le « Germinateur ».........	0	2	0	0	1	2
7		Mise en trempe pendant dix minutes dans de l'eau froide et ensuite pendant dix minutes dans de l'eau chaude..........	1	2	0	0	1	2
8		Non traitée.........................	1	3	0	2	3	3
9		Mise en trempe pendant dix minutes dans de l'eau froide.....	1	2	0	1	2	3

pas assez grande pour qu'on puisse espérer d'avoir trouvé, dans la mise en trempe de la semence, un moyen efficace contre la rouille. Il est du reste à remarquer que les grains, employés comme semences dans les parcelles diverses, résultaient de différentes années et que les parcelles étaient situées dans le champ d'essais, les unes bien éloignées des autres.

TROISIÈME PARTIE

LITTÉRATURE MODERNE ÉTRANGÈRE TRAITANT LA ROUILLE DES CÉRÉALES, ET LES INDICATIONS AU SUJET D'UN GERME INTERNE DE MALADIE QU'ON Y TROUVE

H. L. Bolley, I, *Some Observations bearing upon the symbiotic Mycoplasm Theory of Grain Rust.* Proceedings of the Amer. Assoc. f. the Avanc. of Science. Boston, 1898, p. 408 [Notes succinctes]. — *In extenso* en allemand : *Einige Bemerkungen über die symbiotische Mycoplasmatheorie bei dem Getreiderost.* Centralbl. f. Bact., Abt. 2, 1898, S. 855-859, 887-896, 913-919.
H. Klebahn, III, *Ein Beitrag zur Getreiderostfrage.* Zeitschr. für Pflanz.-Krankh., Bd. VIII, 1898, S. 321-342.
— IV, *Beiträge zur Kenntniss der Getreideroste.* Ib., Bd. X, 1900, S. 70-96.
G. Linhart, I, *Az Eriksson-féle mycoplasma-elmétet* [La théorie du mycoplasma d'Eriksson]. Kisértetügyi Közlemények. Köt. 1, Füz. 6. Budapest, 1898, S. 335-339.
L. Hecke, I, *Ueber den Getreiderost in Œsterreich im Jahre 1898.* Zeitschr. für d. Landw. Vers.-Wesen, Jahrg. II, 1899 (Sep. S. 1-16).
M. A. Carleton, II, *Cereal Rusts of the United States.* A physiological Investigation. U. S. Departm. of Agricult., Division of Veget. Physiol. and Pathol., Bull. nr. 16, 1899, S. 1-74.
G. Massee, I, *The Cereal Rust Problem. — Does Eriksson's Mycoplasma exist in Nature?* Natural Science, 1898, S. 337-346.
H. Zukal, I, *Untersuchungen über die Rostpilzkrankheiten des Getreides in Oesterreich-Ungarn.* Sitz. Ber. d. Kais. Akad. d. Wissensch. in Wien. Mat.-Nat. Cl., Bd. CVIII, Abt. I, 1899; Sitz. am 22 Juni (Sep. S. 1-20).
— II, Ib., Sitz. am 1 Juli 1899. Zeitschr. f. Pflanz. — Krankh., Bd. X, 1900, S. 16-21.
E. Marchal, I, *Rouille des Céréales.* Rapport sur les maladies cryptogamiques. Année 1899. Bruxelles, 1900.
F. Müller, I, *Beiträge zur Kenntniss der Grasvoste.* Beih. 2. Botan. Centralbl., Bd. X, 1901, S. 181-212.

a. *Traits principaux de la plupart des publications de cette catégorie.* — Pour la première fois, la nouvelle théorie sur l'origine et la propagation de la rouille, décrite en détail et motivée dans cet ouvrage, fut mise sous les yeux du public le 28 janvier 1897, à la séance annuelle de l'Académie royale d'Agriculture de Suède. Dans un rapport botanique je présentai alors à l'Académie les traits principaux de cette théorie (Eriksson, X, 108). Sous peu je donnai

des communications préliminaires sur ces choses, d'abord le 1er mars, à l'Académie des Sciences à Paris (Eriksson, XI, 457), et ensuite, le 24 du même mois, à la Société de Botanique à Berlin (Eriksson, XII, 193). Ces communications donnèrent, tout de suite, lieu à des examens et à des essais à l'étranger, et bien qu'il n'y ait que quatre années à peu près, qui se sont écoulées depuis lors, il y a tout de même un grand nombre d'ouvrages, traitant cette question, qui ont paru, comme le montre le dénombrement ci-dessus.

D'un côté, nous ne pouvons qu'en ressentir de la joie, car voilà bien une preuve évidente de ce que les savants ont enfin commencé à comprendre l'importance de la question de la rouille des Céréales. On peut donc espérer que dans un temps peu éloigné, cette question importante aura obtenu une solution satisfaisante. Mais, d'un autre côté, on ne peut que regretter que les investigateurs aient en général montré une trop grande hâte d'atteindre le but qu'on s'était proposé. Ainsi ils ne se sont pas donné le temps de prendre connaissance des ouvrages sur lesquels se fondent les nouvelles opinions et ils n'ont pas poursuivi, à une extension et durant un temps suffisant, leurs propres études avant d'en publier les résultats.

Cela s'applique surtout au premier des ouvrages, cités ci-dessus, c'est-à-dire le discours de l'Américain Bolley sur la théorie du mycoplasma, exposée par moi, le printemps 1897. Ce discours de Bolley fut tenu au Congrès des Naturalistes Américains à Boston, l'automne 1898, et publié *in extenso* en Allemagne avant la fin de la même année. Dans ledit discours, le rapporteur prouve évidemment — comme je crois aussi l'avoir révélé dans un de mes mémoires (Eriksson, XX, 189) — une ignorance impardonnable de plusieurs des ouvrages sur lesquels est fondée la théorie en question, par exemple *Die Getreideroste* (Stockholm, 1896) et *Neue Untersuchungen über die Specialisierung, Verbreitung und Herkunft des Schwarzrostes* (Berlin, 1896). Parmi les publications assez nombreuses qui touchent plus ou moins directement à cette théorie, il n'y a, à en juger par le discours, que deux dont le contenu semble être connu par Bolley. Ces deux écrits sont : *Ueber die Specialisierung des Parasitismus bei den Getreiderostpilzen* (39 pages) et *Der heutige Stand der Getreiderostfrage* (11 pages), tous les deux publiés dans les Comptes rendus de la Société de Botanique de l'Allemagne, le premier en 1894 et le dernier en 1897. Surtout, c'est de ce dernier écrit qu'il semble avoir pris connaissance (1). Pour

(1) D'une négligence semblable le botaniste allemand Klebahn s'est aussi rendu coupable dans un mémoire sur la Biologie des Champignons de la

continuer, il est bien étonnant que Bolley, dès le mois d'août de l'année 1898 même — ainsi à la suite d'essais spéciaux de quelques mois seulement — soit prêt à porter son jugement sur une question aussi embrouillée et difficile à résoudre.

Quant aux autres botanistes, dont nous venons de dénombrer les publications, nous ne pouvons pas leur reprocher d'avoir manqué de prendre connaissance des ouvrages publiés sur le sujet. Mais, il y a un grand nombre des écrits, publiés par eux, comme, par exemple, les publications de Klebahn, de Linhart et de Massee, qui, sous un certain rapport, nous font exactement la même impression que celle de Bolley.

Bien entendu, je n'ai pas l'intention d'exposer ici toutes les expériences, quant à la nature et à l'apparition de la rouille des Céréales dans les pays divers, dont parlent ces ouvrages. Je ne veux que m'arrêter sur ce qui regarde justement la question spéciale qui m'occupe surtout pour le moment, c'est-à-dire l'origine et la propagation de la rouille, et je la considérerai alors spécialement sous le rapport suivant : les expériences gagnées par tous ces savants déposent-elles en faveur de la théorie d'une source interne de maladie ou parlent-elles contre cette théorie ?

b. *Selon toute probabilité il arrive rarement, si jamais, que, dans l'Amérique du Nord, les champignons survivent à l'hiver dans l'état d'Uredo.* — Le botaniste américain Carleton (II, 21) a présenté au Département de l'Agriculture de l'Amérique du Nord un rapport officiel sur la rouille des Céréales aux États-Unis. Dans ce rapport, plein de faits intéressants, il se dit convaincu que la *rouille brune du Blé* peut passer l'hiver comme Uredo dans les États du Sud, jusqu'au 40[e] degré de latitude nord, ce qui correspond à peu près au degré de latitude de Madrid en Europe. Si cela est à comprendre ainsi que les uredospores, formées avant l'entrée de l'hiver, existent encore lorsque cet hiver est passé, tout en gardant leur pouvoir germinatif, ou bien s'il faut entendre par cela que ce n'est que le mycélium, donnant naissance à ces spores, qui continue à vivre, il n'en dit rien.

Pour ce qui concerne la *rouille brune du Seigle*, Carleton (II, 44)

rouille (Klebahn, II, 145, etc.), publié pendant le mois de mai de l'année 1898. Il s'y constitue juge de mes opinions sur plusieurs questions relatives à ce sujet, opinions que j'ai énoncées dans plusieurs mémoires, dont quelques-uns sont des résumés, d'autres des publications plus détaillées. Mais il ne s'est point donné la peine d'étudier l'ouvrage plus étendu, *Die Getreideroste*, où j'ai décrit en détail les observations et les essais sur lesquels reposent mes opinions.

admet même à cette forme-ci le pouvoir de survivre à l'hiver comme Uredo, et il avance comme un fait assuré que cet hivernement se fait par les spores, possédant encore, au printemps, leur faculté de germination et de contamination. Dans le territoire de Lincoln (Nebraska), on avait, à une localité située au 41° degré de latitude nord à peu près, observé, pendant le mois de novembre de l'année 1897, comme aussi plus tard, au milieu de l'hiver, de l'Uredo en abondance sur du Seigle spontané. Le 15 avril de l'année suivante (1898) il y en avait encore sur les feuilles survivant de l'année précédente, et quelques spores prises de ces vieilles pustules montraient aussi du pouvoir germinatif. Le 17 avril de la même année, cette forme d'Uredo apparaissait encore en abondance dans un champ de Seigle plus grand à une autre localité, distante de plusieurs lieues de celle dont nous venons de parler. A ce dernier endroit, comme à celui nommé ci-dessus, on n'en trouva que sur les feuilles survivant de l'automne de l'année précédente. Pendant les mois de novembre et de décembre il avait fait très froid, — la température descendant, le 18 de ce dernier mois, presque à — 28° C., — mais, en grand et à cela près, on n'avait pas pu signaler cet hiver-ci comme spécialement rigoureux.

Après tout ce que nous venons de dire, on pourrait croire que Carleton serait si profondément convaincu de ce qu'il dit qu'il ne mettrait en question aucune autre manière d'hivernement, lorsqu'il veut expliquer la réapparition des formes de la rouille brune du Blé et du Seigle. Tout de même il n'en est pas ainsi. La circonstance particulière qu'on ne trouve d'Uredo hivernant de la rouille brune de Blé qu'aux États du Sud et le fait que le Seigle n'est, en Amérique, qu'une Céréale comparativement peu cultivée, — le laissent encore un peu dans le doute. Ainsi, il ne se montre pas parfaitement sûr que la manière d'hivernement nommée suffise vraiment à expliquer les phénomènes en tous lieux et d'une façon qui ne laisse rien à désirer. Aussi avance-t-il, comme concevables, quelques autres manières d'hivernement, et en nomme les trois suivantes : 1° téleutospores contaminant les pieds indirectement, un æcidium encore inconnu servant de passage ; 2° téleutospores infestant les plantes directement ; et 3° uredospores provenant d'une autre Graminée quelconque. Si aucune de ces trois manières d'hivernement ne se présente en réalité, on devrait, dit Carleton (II, 45), pouvoir supprimer au moins la rouille brune du Seigle, puisque cette Céréale-ci est si peu cultivée en Amérique. Il faudrait seulement que tous les cultivateurs d'une certaine région convinssent d'éloigner de leurs terres tout pied de Seigle spontané.

Pour ce qui concerne les trois moyens proposés, il faudra certainement, après ce que nous venons de faire savoir, laisser hors de compte le premier, c'est-à-dire la supposition d'une autre espèce de plante à æcidies comme la propagation de la rouille brune du Blé. Pour parler ensuite du troisième, c'est-à-dire l'hypothèse d'une autre espèce de Graminée à uredospores servant de propagatrice pour les deux formes de la rouille brune qui attaquent le Seigle et le Blé, il en est de même. On ne pourrait guère le considérer comme possible. Les résultats reçus par Carleton lui-même (II, 20 et 43), à la suite de nombreux essais d'inoculations avec toutes ces deux formes de rouille, portent aussi à croire qu'il en est ainsi. Car ces essais ont donc toujours été négatifs, dès que la plante inoculée a été d'une autre espèce que celle d'où a été prise la matière contagieuse. Avec la forme de rouille brune du Blé on a ainsi reçu des résultats négatifs sur le Seigle, sur l'Orge, sur l'Avoine et sur sept autres Graminées (tabl. 2), et avec celle du Seigle on a reçu des résultats négatifs sur le Blé, sur l'Orge, sur l'Avoine et sur vingt autres Graminées (tabl. 5). Certainement, on ne peut non plus prendre en considération la supposition que des Borraginées à æcidies seraient la source directe de l'apparition de la rouille brune sur le Blé, au printemps ou au commencement de l'été. C'est que les téleutospores de cette forme de rouille germent dès l'automne de l'année même de leur formation et, dès lors, donnent naissance à des æcidies. En outre, nous savons que les espèces des plantes sur lesquelles se développent ces æcidies — au moins quelques-unes d'elles — sont annuelles et ainsi périssent à l'entrée de l'hiver, sinon encore plus tôt. Enfin, l'abondance excessive de la rouille brune du Seigle, aussi bien aux endroits où c'est une exception que de tels æcidies se développent, qu'aux localités où l'on en trouve en assez grande abondance, montre, avec évidence, que l'état d'æcidium ne peut jouer aucun rôle important, d'autant moins être indispensable pour le développement du champignon.

Pour parler enfin du moyen nommé en second lieu — inoculation de sporidies se produisant directement sur la plante elle-même — nous ne pouvons encore rien dire là-dessus. Tout de même cette supposition n'est point à repousser comme invraisemblable. Au contraire, elle reste pour les pays du Nord, où aucun hivernement de l'état d'Uredo des champignons n'est mis en question même par Carleton, comme la seule de celles proposées par lui à laquelle on puisse recourir sous toutes les latitudes pour expliquer l'apparition de la maladie sur la nouvelle récolte.

Toutes ces opinions de Carleton (II, 69) l'amènent aussi à recom-

mander une convention entre les cultivateurs d'une certaine région dans le but de détruire tout pied de Seigle et de Blé spontané. Il est d'avis qu'ainsi les formes de la rouille brune qui attaquent ces céréales pourraient être complètement supprimées.

Il nous semble, tout de même, qu'il y a une autre conséquence, plus naturelle, à tirer des opinions mentionnées. Pourquoi les pieds spontanés auraient-ils un rôle plus important à jouer que les plantes semées ? Ainsi, ne faudrait-il pas plutôt faire la convention de cesser tout à fait de cultiver ces deux Céréales pendant toute une année ! Une différence entre les plantes spontanées et les plantes semées pourrait, tout de même, consister en ce que la germination de ces premières peut-être a lieu à un autre moment que celle de ces dernières, c'est-à-dire ou plus tôt ou plus tard. Par suite d'une telle époque de germination inégale, le développement des pieds doit, à l'entrée de l'hiver, se montrer un peu différent. Or, s'il faut en juger par certaines observations, faites aussi bien au Champ d'Expériences (Eriksson et Henning, I, 286) qu'autre part, on ne remarque plus, au printemps et à l'été suivants, de grandes différences entre les plantes spontanées et les plantes semées. En tout cas, ces différences, si elles existent, sont-elles si peu considérables, qu'il n'est pas bien à présumer qu'elles puissent être de valeur inégale comme porteurs de la vie du champignon durant l'hiver.

Une mesure aussi radicale que celle de cesser, pour toute une année, de cultiver le Seigle et le Blé dans une certaine région, en se berçant d'illusions de pouvoir supprimer ainsi parfaitement la rouille brune sur ces deux Céréales, Carleton n'a pourtant, pour des raisons bien faciles à comprendre, ni voulu ni pu la recommander. C'est qu'à l'heure actuelle où la question de l'hivernement n'est encore, sous bien des rapports, que très obscure, un tel conseil serait assurément inutile. Une cessation temporaire de la culture d'une certaine Céréale ne pourrait point empêcher l'apparition de la maladie sur la nouvelle récolte. L'exposé donné dans ce qui précède doit aussi faire naître chez nous une tout autre opinion de la portée de cette question et de la difficulté de la résoudre.

Nous voyons aussi que c'est toujours pour Carleton (II, 57) peine perdue de chercher à expliquer, au moyen d'un état d'Uredo hivernant, la réapparition de la rouille noire et de la rouille à couronne dans les Céréales, automnales ou printanières, sur lesquelles apparaissent ces formes-ci.

Pour ce qui regarde ensuite la *rouille noire*, Carleton (II, 57) dit avoir consacré, tous les ans, beaucoup de temps et de travail à l'étude de son hivernement possible comme Uredo. En 1895, au

mois de décembre, il voyaga, pendant deux semaines, dans l'État du Texas, dans l'attente de trouver au sud de ce pays, c'est-à-dire du 25e au 35e degré de latitude nord — ainsi au même parallèle que le désert de Sahara de l'Afrique — de l'Uredo hivernant de cette forme de rouille. Dans le pays qu'il parcourt, Carleton examine très minutieusement un grand nombre de champs de Céréales, situés à plusieurs localités diverses, mais jamais il ne trouve ce qu'il cherche. Ni l'Avoine, ni le Blé ne montre nulle part, de traces de rouille noire. Ce qui lui semble encore plus étrange, c'est qu'il ne découvre non plus de rouille brune sur les deux Céréales — le Blé et Seigle — qu'attaque cette rouille-ci. Pour la dernière fois l'Uredo de la rouille noire est observé par lui sur le Blé, le 27 août, à Manhattau (Kansas). La dernière fois qu'il trouve cette forme de rouille sur l'Avoine est à Manhattau le 2 novembre 1896, à Payne County (Oklahoma) le 12 octobre 1897, et à Lincoln (Nebraska) le 14 novembre 1897.

Pour parler enfin de la *rouille à couronne de l'Avoine*, Carleton est très disposé à admettre en ce cas, un état d'Uredo hivernant, tant qu'il s'agit des régions des États-Unis, où le climat est plus chaud. Pourtant il ne peut pas alléguer des preuves péremptoires pour un tel hivernement. Une seule fois, il a trouvé tout au commencement du printemps, c'est-à-dire au mois de mars 1894, des spores vivaces de l'Uredo de la rouille à couronne sur de l'Avoine spontanée à Washington. De telles spores — reste à savoir si elles étaient vraiment en vie — ont aussi été vues, le 2 novembre 1896, à Manhattan.

Ce que nous venons de citer met donc en évidence que nous ne pouvons pas — même lorsqu'il est question des pays du midi — recourir à un état d'Uredo hivernant de la rouille brune, de la rouille noire et de la rouille à couronne, pour expliquer la réapparition de ces formes sur la nouvelle récolte. Pour les pays du Nord, comme par exemple la Suède, une telle supposition devient donc d'autant plus invraisemblable. Je ne peux donc, dans les observations sur l'hivernement de l'état d'Uredo, recueillies avec tant de soin par Carleton, que voir un puissant appui de l'opinion que la source de l'apparition de la rouille noire n'est pas à chercher dans un état d'Uredo hivernant du champignon.

c. *Apparition précoce de la rouille jaune sur des brins de Seigle en Autriche.* — A l'automne 1898, Zukal (I, 9) avait reçu d'une propriété à Poisbrunn (Basse-Autriche) des pieds de Seigle tout jeunes, longs de 5 à 10 centimètres et fort grièvement envahis par l'*Uredo glumarum*. Au sujet de ces pieds, il dit, entre autres choses, ce qui suit : « A cause de la jeunesse de ces pieds et de l'incubation qui,

en ce cas, s'élève jusqu'à huit ou dix jours, il n'est pas possible d'admettre ici une contamination de spores amenées par le vent. Évidemment la rouille a aussi envahi ces pieds de bas en haut, et la feuille inférieure et la gaine de cette feuille ont été les premières à porter des pustules, ce qui fait aussi soupçonner une origine interne de maladie. Il faut donc supposer que les pustules sont nées d'un mycélium interne poussant de bas en haut et pénétrant la plante entière.

Zukal se donne beaucoup de peine pour prouver l'existence d'un tel mycélium, et ses démarches ne sont pas entièrement sans résultat. Il découvre ainsi les filaments du mycélium, non seulement à la base des gaines, mais encore dans la tige et cela surtout au-dessus des articulations. Il dépeint ces filaments comme très distinctement cloisonnés et un peu courbés. Il dit, en outre, qu'ils sont peu ramifiés et qu'il les a trouvés essentiellement dans les méats intra-cellulaires du parenchyme hospitalier, tout au-dessous de l'épiderme. Dans des coupes longitudinales de la tige, traitées spécialement, il dit avoir aussi trouvé de tels filaments dans le parenchyme qui entoure les faisceaux vasculaires.

Quoique Zukal, cette fois-ci, ne puisse pas montrer le rapport direct entre les diverses parties du mycélium — et cela surtout lorsqu'il s'agit de celles contenues dans la tige d'un côté et celles vivant dans la gaine et la feuille de l'autre — il ne désespère pourtant pas de pouvoir le faire une fois lorsqu'il aura pu se procurer de la matière fraîche, fixée tout de suite à la place où elle aura été recueillie.

Pour expliquer la naissance de la maladie dans le cas en question, Zukal fait l'hypothèse suivante : Tout d'abord le grain devient infecté par le mycélium du champignon. Ce mycélium, qui dure toute l'année dans le grain, perfore, à l'heure de la germination, le cotylédon (*sentellum*) et pénètre dans l'embryon. Il s'y étend et croît avec la jeune plante, en montant ainsi par les articulations de feuille en feuille. Là il donne enfin naissance à des pustules ouvertes, supposé que les circonstances externes et internes soient favorables.

Contre cette hypothèse de Zukal nous avons, tout de même, à remarquer que les observations faites à l'aide du microscope, sur lesquelles il s'appuie, peuvent bien faire soupçonner l'existence d'un mycélium local, mais point du tout la présence d'un mycélium pénétrant la plante entière. Pour rendre l'hypothèse d'une contagion se produisant sur le grain, aussi admissible que possible, Zukal (I, 10-11) renvoie à un ouvrage suédois (Eriksson et Henning, I, 200 ; Taf. X, fig. 103-107) où l'on trouve des descriptions et des

figures de grains de Blé ratatinés et déformés par la rouille jaune. Or, quelques pages après, Zukal (I, 14) dit que le Bureau de contrôle des semences de Vienne a affirmé que les grains rouillés — évidemment on entend par cela des grains ratatinés et déformés de la même manière qu'en Suède — sont à compter parmi les plus grandes raretés. Si cette dernière assertion est vraie – et l'on n'a pas le moindre sujet d'en douter — il est impossible d'attacher beaucoup d'importance à de tels grains comme source de maladie.

Or, supposons même qu'il y a, en Autriche, de tels grains ridés et déformés par la rouille, et cela en plus grande abondance qu'on ne le croit en ce moment-ci! Faudra-t-il donc, de la seule présence de mycélium et de spores dans les bâles des grains, tirer, sans plus de façons, la conclusion que dans ces parties-là serait la source de l'apparition de la maladie sur les pieds? Comme nous l'avons montré dans ce qui précède (p. 64, etc.), cela serait absurde. Pour commencer, on n'a donc jamais pu démontrer que ces foyers de mycélium et de spores émettent des filaments qui perforent la couche de cellules de gluten — couche séparant nettement le tégument et le noyau — pour pénétrer ensuite dans l'intérieur du grain, c'est-à-dire dans l'embryon ou dans l'albumen. Pour continuer, on n'a jamais réussi à découvrir de tels filaments dans les plantes, tant qu'elles se trouvent dans les premières phases de développement, même si l'on en examine toutes les parties diverses.

Une comparaison avec les Ustilaginées, enfin, ne démontre rien ou très peu, puisque dans ces champignons-ci la maladie apparaît d'une tout autre façon. C'est que, chez eux, la production des spores, dans le grain lui-même, est confinée en un endroit limité. En outre, l'existence d'un mycélium très étendu, habitant l'organe tout entier, y est à considérer comme prouvée microscopiquement.

Pour ce qui regarde enfin une comparaison avec un mycélium très étendu et produisant une déformation complète de tout l'organe qu'il habite, comme par exemple le mycélium de l'Aecidium de quelques *Uromyces* vivant sur certaines espèces du genre *Euphorbia*, elle est aussi de peu d'importance. Dans les pieds de Seigle rouillés, dont il est ici question, l'organe malade n'était pas, tout entier, déformé par la rouille, et il est à ajouter que toute la partie attaquée de cet organe ne fut pas envahie dans un moment.

Le fait que jusqu'ici on n'a pas même réussi à prouver l'existence d'un mycélium local dans les jeunes feuilles et tiges durant le temps plus ou moins long qui s'écoule entre l'heure de l'inoculation présumée et le moment précédant immédiatement l'éruption de la

maladie, porte plutôt à croire que le champignon, durant tout ce temps-là, ne vit point comme mycélium, mais sous une autre forme jusqu'ici inconnue et que la vie du champignon comme mycélium stérile est de très peu de durée. Que Zukal ait trouvé un mycélium local et dans les limbes et dans les gaines des brins de Seigle malades dont il s'agit ici, c'est là une chose qui s'accorde très bien avec une telle opinion, car ces limbes et ces gaines portaient donc déjà des pustules toutes développées. Pour ce qui concerne enfin la découverte d'un tel mycélium dans la tige, tout au-dessus de l'articulation, on doit bien pouvoir mettre ce fait en rapport avec les pustules ouvertes qui couvraient la gaine, puisqu'il est ici question de plantules à articles très courts.

d. *Apparition peu abondante de l'Aecidium de certains champignons hétéroïques, en Autriche, en Bosnie, en Herzégovine et en Belgique.* — Parmi les questions, posées par Zukal, nous trouvons aussi la suivante : L'abondance de l'Aecidium peut-elle, dans les cas où les champignons sont hétéroïques, suffire à expliquer la réapparition annuelle des épidémies? Cette question peut concerner l'*Aecidium Berberidis* comme la source de l'apparition de la rouille noire sur toutes les Céréales, l'*Aecidium Anchusæ* comme la source de la rouille brune sur le Seigle et enfin l'*Aecidium Catharticæ* comme la source de la rouille à couronne sur l'Avoine.

Pour ce qui est de l'Aecidium de la rouille noire et de celui de la rouille brune du Seigle, Zukal (I, 9) dit avoir eu, bien souvent, — et cela surtout lorsqu'il a été question de l'Aecidium des Borraginées — l'impression qu'ils apparaissent, même en Autriche, d'une manière trop sporadique pour que l'on puisse croire qu'ils aient causé une éruption si brusque et si abondante des formes de rouille sur la récolte.

De la Belgique, Marchal (I, 6) écrit, après avoir signalé le *Puccinia graminis* comme la forme de rouille la plus commune dans ce pays-là, entre autres choses ce qui suit : « Il est certain que la rouille commune peut se conserver sans passer par l'Épine-Vinette et l'on peut affirmer que la suppression radicale de cet arbuste n'entraînerait nullement la disparition du *Puccinia graminis*.

« Si l'on ne peut attendre, de cette mesure, une action radicale, serait-on en droit d'en espérer une atténuation de la violence des attaques de la rouille? Il est permis d'en douter, pour diverses raisons.

« Tout d'abord, dans nos conditions, l'infection des Céréales, par les aecidiospores de l'Épine-Vinette, doit être considérée comme l'exception plutôt que comme la règle. Cet arbuste n'est, en effet,

pas abondant, dans notre pays. A l'état spontané, il n'existe guère que dans la région calcareuse. Il devrait en résulter une abondance relative de la rouille dans cette région, fait qui n'est nullement constaté.

« Ailleurs, les Berberis sont, il est vrai, plantés dans les haies, les jardins, les parcs. Mais il faut remarquer — et on semble l'oublier souvent — qu'il ne suffit pas de la seule présence de l'Épine-Vinette pour constituer un danger d'infection : il faut que cet arbuste lui-même, atteint par la rouille, présente à la face inférieure de ses feuilles les aecidies caractéristiques de la maladie.

« Or, la rouille de l'Épine-Vinette n'est pas commune. En voici un exemple : pour les besoins de l'enseignement pratique, on recherche, tous les ans, avec le plus grand soin, sur les nombreux pieds d'Épine-Vinette plantés dans l'arboretum et les massifs de l'Institut agricole de Gembloux, des feuilles atteintes de rouille. Depuis plusieurs années, on n'en a pas trouvé une seule. Ces recherches sont également restées infructueuses dans d'autres localités au cours d'herborisations cryptogamiques.

« Le danger de l'Épine-Vinette, au point de vue de la propagation du *Puccinia graminis*, semble donc bien illusoire. »

e. *Spécialisation des champignons dans l'Amérique du Nord.* — Les essais d'inoculations qui, au nombre de plus de 500, ont été exécutés par Carleton (I, 20, 43, 46-47, 53-55, 61-63, 66) dans l'Amérique du Nord, pendant les années de 1896 à 1898, sont aussi d'un très grand intérêt. Pour ces essais Carleton s'est servi des *Uredo graminis*, *U. dispersa*, *U. triticina*, *U. coronata* et *U. Sorghi* et encore de l'*Aecidium Berberidis*, et les inoculations ont été faites tant sur les Céréales que sur d'autres Graminées.

Ces essais ont révélé qu'il existe, au point de vue de la spécialisation, une différence essentielle entre les champignons de l'Amérique du Nord d'un côté et ceux de la Suède de l'autre. En Amérique, la rouille noire de l'Orge est ainsi quelquefois identique à celle du Blé, quelquefois à celle du Seigle, ou autrement dit : il y a dans ce pays-là deux formes de la rouille noire qui attaquent l'Orge, tandis que, chez nous, la rouille noire de l'Orge est toujours — autant que nous ne le savons à l'heure actuelle du moins — la même que celle qui habite le Seigle. Pour la question qui nous occupe maintenant — l'origine et la propagation de la rouille des Céréales en général — cette différence n'est tout de même que d'un intérêt secondaire. Ce qui importe avant tout c'est de savoir qu'une spécialisation plus ou moins nettement fixée existe dans le nouveau monde aussi bien que dans l'ancien et qu'on ne pourra plus, avec la même

facilité qu'auparavant, recourir à d'autres espèces de Céréales ou de Graminées poussant au voisinage et atteintes de rouille, lorsqu'on veut expliquer l'apparition de la rouille sur une Céréale (1).

f. *Inoculation directe de téleutospores comme source de maladie.* — Pour ce qui concerne cette question les écrits cités au commencement de ce chapitre n'ont aucune preuve péremptoire à fournir. Quand même, il y a certaines observations qui parlent en faveur d'une telle inoculation.

Surtout il faudra alors prendre en considération ce que pense Zukal (I, 18) là-dessus. Il dit donc qu'il avait été persuadé auparavant de l'immunité des pieds de Céréales contre les téleutospores, mais que, par certaines observations faites sur l'apparition de la rouille à l'état spontané et, avant tout, par un essai de culture spécial exécuté dans le jardin botanique de Vienne, cette conviction se trouvait ébranlée. Le 18 avril, l'année nommée ci-dessus, Zukal avait isolé six pieds d'Orge, les avait attachés à des pieux enfoncés en terre, et avait ensuite exécuté sur eux des inoculations, en se servant de téleutospores de la rouille noire, recueillies sur de l'Orge, comme matière contagieuse. Les pieds isolés restaient longtemps, comme d'autres pieds dans la même parcelle, parfaitement indemnes. Or, vers la mi-juin, c'est-à-dire huit semaines après l'inoculation, Zukal trouva, à la suite d'un examen minutieux, sur les feuilles inférieures de six des pieds isolés quelques pustules d'Uredo éparses de la rouille noire. Sur les autres pieds, poussant dans la même parcelle, il n'y avait, au contraire, aucune trace de rouille à découvrir. Zukal est donc d'avis que, par des essais réitérés et variés, exécutés en plein champ et organisés d'après le même plan, on parviendra une fois à résoudre cette question importante.

g. *Essais de cultures isolées, exécutés à l'étranger, et ce que prouvent ces essais.* — Pendant ces dernières années, des essais de cultures isolées assez nombreux ont été faits à l'étranger pour élucider la question du mycoplasma. En 1898, Klebahn organisa de tels essais en Allemagne, Bolley dans l'Amérique du Nord et Linhart en Hongrie. L'année suivante (1899), Klebahn et Massee en Angleterre firent encore des essais semblables.

A l'exception de quelques-uns, faits par Klebahn en 1899, ces essais ne donnaient que des résultats négatifs, c'est-à-dire des pieds sans rouille, ce qui était pour ceux qui avaient organisé les essais une preuve satisfaisante contre la théorie du mycoplasma. Du reste ces personnes ne voyaient pas pourquoi l'on ne pouvait se

(1) Cfr. F. Müller (I), quant à la spécialisation bien marquée de certaines formes de rouille apparaissant en Suisse sur des Céréales et des Graminées.

contenter de l'opinion depuis longtemps admise, opinion repoussant toute idée d'un germe de maladie contenu dans le grain. Toute mention d'un tel germe de maladie est aussi qualifiée de *fantaisie téméraire*. Une telle condamnation est-elle justifiée ou non?

En répondant à cette question, nous devons tout d'abord nous rappeler qu'au Champ d'Expériences les essais de cultures isolées des deux premières années (1892 et 1893), comme aussi ceux des deux dernières années (1898 et 1899), n'ont donné que des résultats négatifs. Pendant les trois années d'essais les plus favorables (1894, 1895 et 1897) même, les cultures ont donné des résultats négatifs aussi bien que positifs (1). Tout cela nous engage expressément à ne pas, d'après les résultats de quelques mois seulement, nous former une opinion définitive sur cette question. Encore plus hasardée doit paraître une telle condamnation, lorsque nous considérons un certain fait. C'est que dans ces essais, organisés à l'étranger, on s'est servi de variétés jusque-là point éprouvées et connues à ces localités, du moins pour ce qui concerne leur disposition à la rouille.

Pour les recherches en Allemagne en 1898 et pour celles de Hongrie, la même année, on a surtout employé de l'Orge de la variété de Skinless, récoltée au Champ d'Expériences en 1897. En envoyant des échantillons de cette Orge à Klebahn et à Linhart, je les ai exhortés d'agir avec précaution en portant leurs jugements sur cette chose et de ne pas le faire après une ou deux années de recherches seulement. En leur donnant ce conseil j'ai renvoyé à l'expérience que j'avais gagnée, moi-même, dans le cours des années. Tout de même on s'est mis au-dessus de ce conseil, car la hâte était beaucoup trop grande pour qu'on eût voulu mettre si longtemps à juger sur cette chose.

Lorsqu'il s'agit d'estimer le pouvoir démonstratif de ces résultats négatifs, reçus en Allemagne et en Hongrie, pendant l'année 1898, il faudra prendre en considération plusieurs faits. Pour commencer, nous savons ainsi que ces résultats ne sont recueillis que d'une seule année. Pour continuer, on s'est servi, dans ces essais, d'une variété dont on avait jusque-là, dans tous les deux pays, ignoré complètement et la nature et la manière de développement. Il est même à supposer qu'on ne l'y avait jamais vue auparavant (2). Enfin, cette variété même avait, pendant les dix années où nous l'avions cultivée

(1) De nouvelles cultures isolées, faites en 1901, ont donné des résultats positifs.

(2) La sorte de Skinless est une des variétés d'Orge les plus rares. F. Körnicke (II, 169), à Bonn, dit, en 1885, n'avoir jamais vu cette sorte vivante ni en herbier.

au Champ d'Expériences, fait voir un développement très curieux, comme nous l'avons énoncé dans ce qui précède (p. 91, etc.). Dans le cours de dix années sa première disposition à la rouille jaune s'était ainsi, peu à peu, diminuée pour être remplacée par une prédisposition à la rouille noire, devenant de plus en plus grande.

Or, s'il en est donc ainsi que la variété, chez nous, au Champ d'Expériences même, a montré des tendances bien évidentes à une disposition changée, combien plus grand ce changement ne doit-il pas devenir lorsque la variété est transférée à une autre localité ! Ensuite il faut aussi remarquer que la rouille jaune de l'Orge est, sans aucun doute, une forme habitant, de préférence, le Norvland. Plus au sud, elle ne se plaît pas également bien et semble, dans la Suède méridionale et en Danemark, être remplacée par la rouille naine.

En effet, cette supposition est aussi appuyée par ce que disent Klebahn et Linhart au sujet des pieds qui par eux furent élevés parallèlement en plein champ pendant l'année 1898. A Hambourg comme à Altenbourg on ne voyait apparaître aucune fois sur ces plantes de plein vent de traces de rouille jaune. A la première de ces deux localités on remarquait sur elles, excepté l'*Uredo graminis*, et l'*Uredo simplex* qui semble y être aussi commun et également vigoureux qu'à Stockholm, la rouille jaune du Blé et en Norvland la rouille jaune de l'Orge. A la dernière des deux places nommées, au contraire, c'est-à-dire à Altenbourg, on ne trouvait sur les pieds d'Orge en question que de l'*Uredo simplex*. Mais, en revanche, cette forme y apparaissait en telle abondance que les feuilles, les gaines et un grand nombre de tiges même se montraient entièrement pleines de pustules.

Dans de telles conditions c'est plus d'une fois que je me suis repenti de n'avoir jamais envoyé des échantillons de cette variété pour en cultiver dans des pays plus méridionaux. Je regrette vivement de n'avoir pas connu alors suffisamment combien d'importance il faut, en réalité, attribuer à la localité, lorsqu'il s'agit du développement et de la maturité normaux du germe de la maladie. Sans que je pusse m'en douter, cette distribution de grains même devait donc aider à propager une opinion trompeuse et par conséquent éloigner le moment de la solution définitive de cette question.

Ce que nous venons de dire au sujet des essais faits en Allemagne et en Hongrie en 1898, s'applique aussi, en grand, aux essais organisés par Massee en Angleterre avec du Blé. Il est vrai que pour ces derniers essais on s'est servi d'une variété de Blé telle que la sorte de Horsford, mais il paraît que, même en ce cas, on ne savait rien

au sujet de la manière de cette sorte de se développer en Angleterre. Il y a une indication (I, 339) qui nous apprend qu'un fonctionnaire au Jardin de Kew, G. Nicholson, avait procuré — mais de quelle place, on n'en dit rien — une livre de grains de cette sorte de Blé. Or, deux hypothèses peuvent être faites sur l'état de cet échantillon de Blé. Ou bien les grains venaient tout directement de l'Amérique et ne contenaient alors aucun germe de maladie de la rouille jaune, mais étaient, au contraire, parfaitement sains. C'est dans cet état parfaitement indemne qu'il faut supposer que l'Orge australienne, le Skinless, est venue de l'Australie et que le Blé de Horsford est envoyé de l'Amérique, car, autant qu'on le sait, il n'y a ni en Australie, ni en Amérique de rouille jaune. Ou bien, les grains envoyés au Jardin de Kew ont pu, par des cultures préalables en Europe, n'importe où, devenir imprégnés du germe de maladie de la rouille jaune.

Si la première de ces deux hypothèses est justifiée, la récolte devrait rester indemne, car il n'est que très peu probable que des matières contagieuses situées au voisinage — c'est-à-dire des téleutospores de la rouille jaune — pussent produire une imprégnation directe et assez intense. Or, même si c'est la dernière de ces deux suppositions qui est fondée — c'est-à-dire si la semence est venue d'une localité quelconque en Europe — nous n'avons pas lieu d'attendre une apparition de maladie, car le changement de place des cultures doit apporter une variation remarquable des circonstances extérieures qui sont nécessaires pour la maturation et le développement normaux du germe de la maladie. Du reste on n'a pas grande raison d'espérer d'obtenir des résultats positifs à la suite d'essais faits avec cette variété, puisque au Champ d'Expériences, où les circonstances ont tout de même paru y être spécialement favorables, on n'a aucune fois, dans les essais de cultures isolées, exécutées avec ce Blé, réussi à faire apparaître de la maladie.

Pour obtenir des résultats positifs, en faisant de tels essais, il faudra tout d'abord se mettre au fait de la disposition des différentes sortes aux formes de rouille apparaissant dans le pays. Cette connaissance ne sera acquise que par des cultures d'un assez grand nombre de sortes, cultivées ou pouvant être cultivées dans le pays en question, cultures poursuivies durant plusieurs années. Ensuite, cette connaissance acquise, on s'en servira pour choisir les sortes les plus convenables aux essais en question, c'est-à-dire les sortes qui, dans les circonstances actuelles, se montrent les mieux disposées aux formes de champignon les plus vivaces.

Pour les recherches, faites en Amérique, en 1898, par Bolley, on

s'est servi de deux sortes d'Avoine indigènes et d'une sorte de Blé indigène, mais on ne nous donne aucun renseignement quant à la disposition de ces sortes aux formes de rouille, apparaissant dans le pays. On ne nous dit pas même si l'on en sait quelque chose. D'après ce que l'expérience nous a appris, cette omission est bien fâcheuse, car s'il est donc ainsi, que les sortes, employées pour ces essais, n'ont montré de disposition particulière ni à l'une ni à l'autre forme de rouille, mais ont été prises, tout simplement, au hasard ou peut-être d'après des ouï-dire, si cela est, je le répète, les essais sont tous inutiles. Par des essais, faits avec de telles sortes, on ne doit pas espérer de pouvoir jamais élucider la question qui nous occupe.

Les seuls essais de cultures isolées qui, de tous ceux exécutés jusqu'ici à l'étranger, aient donné en partie des résultats positifs sont les nouvelles recherches de Klebahn faites en 1899. Pour ces essais, on s'est servi de Seigle d'hiver (2 variétés), de Seigle d'été (1 variété), de Blé d'hiver (Blé de Michigan Bronce et de Horsford, reçus de la part de Haage et Schmidt à Erfurt), de Blé d'été (1 variété) et d'Orge (Orge de Skinless, la semence se composant en partie de grains moissonnés à Hambourg en 1898, et en outre 1 variété d'Orge noire carrée fort grièvement envahie de rouille noire et récoltée sur place l'été précédent, 1898).

Ces cultures en caisses, faites par Klebahn, ne sont pourtant pas des cultures *isolées* dans la même acception du mot que celles organisées chez nous. Elles sont plutôt à comparer à nos essais en tubes (p. 22). Des essais se faisaient dans trois caisses de verre. Dans la première de ces caisses furent mis, le 13 avril, 4 pots, contenant des mottes de Seigle d'hiver qui avaient passé l'hiver, exposées aux circonstances naturelles qui se produisent en hiver. Dans la seconde caisse on plaça, le même jour, 2 pots pareils avec du Blé d'Horsford et 2 pots avec du Blé de Michigan Bronce. Pour parler enfin de la troisième caisse, on y mit 1 pot avec du Blé d'été et 3 pots, dont chacun contenait une des trois races d'Orge, nommées dans ce qui précède. Les pots contenant des variétés d'hiver furent, avant d'être placés dans les caisses, nettoyés, et les plantes, qui y poussaient, rafraîchies. Un courant d'eau froide devait modérer la température, mais celle-ci était, tout de même, au dedans des caisses un peu plus haute qu'au dehors d'elles, ce qui amenait un accroissement des plantes plus vigoureux qu'en liberté.

Dans la première caisse, qui contenait du Seigle, on observa, le 15 juin, ainsi au bout de plus de deux mois, quelques pustules de l'*Uredo* et du *Puccinia dispersa*, et, pendant les jours qui suivirent, de nouvelles pustules d'Uredo apparaissaient. Le 8 juillet,

enfin, les plantes furent retirées des caisses. En les examinant scrupuleusement, on trouva alors qu'il y avait dans le premier pot 5 pousses indemnes et 6 pousses rouillées, dans le second pot, 13 indemnes et 1 rouillée, dans le troisième, 14 pousses indemnes et 2 rouillées et dans le quatrième pot enfin, 7 indemnes et 10 rouillées. C'étaient en général la seconde et la troisième feuille, à partir du sommet de la plante, qui se montraient envahies de rouille. La forme qui les habitait était la rouille brune dans l'état d'Uredo aussi bien que dans celui de Puccinia. Une seule fois — sur une pousse du premier pot — on trouva aussi une pustule de la rouille noire.

Dans la seconde caisse, qui contenait du Blé, on ne voyait point apparaître de rouille. Le 16 août, ainsi après quatre mois environ, les plantes furent retirées des caisses et examinées minutieusement, mais sur aucune d'elles on ne découvrit de rouille.

Dans la troisième caisse enfin, on observa, le 16 août, dans le pot qui contenait du Blé de printemps, une pousse dont une des feuilles montrait des traces de rouille, c'est-à-dire une tache de téleutospores, probablement de la rouille jaune. Dans deux des pots où poussait de l'Orge — dans l'un de l'Orge noire carrée, dans l'autre de l'Orge de Skinless venant du Champ d'Expériences — les plantes étaient restées indemnes. Dans le troisième pot, où avaient été semés des grains d'Orge de Skinless récoltés, l'année précédente, à Hambourg, il y avait une pousse (parmi 45) dont l'une des feuilles portait des traces de la rouille jaune.

A quel point les résultats de ces essais de Klebahn peuvent-ils appuyer la théorie d'une origine interne de maladie, dans la plante elle-même? En posant cette question, nous devons bien remarquer que, par l'organisation même des essais, ces résultats peuvent, tout au plus, être regardés comme soutenant la théorie en général. De quelle manière le germe de maladie présumé est entré dans la plante, si c'est par une contagion extérieure au moyen de téleutospores ou si le germe de la maladie a existé dans le grain lui-même, cela demeure toujours en suspens.

En dépit des défauts qu'avaient ces essais, je suis, tout de même, disposé à considérer les taches de pustules apparaissant dans les caisses comme nées d'une source interne de maladie et non d'une intervention de matières contagieuses se produisant pendant le temps de la végétation des plantes. Le moment de l'éruption des pustules et leur manière d'apparaître même rappellent beaucoup trop ce que j'ai observé moi-même, dans mes essais au Champ d'Expériences, pour que je puisse admettre une autre explication.

Que Klebahn explique autrement les résultats qu'il a obtenus, ce

n'est pas bien étonnant. Il s'est, une fois pour toutes, opposé à l'idée d'une origine interne de maladie, et il lui importe donc beaucoup de pouvoir découvrir ici des défauts et des imperfections par lesquels il soit en état d'annuler les résultats obtenus.

Il n'est pas parfaitement sûr, dit-il, que les caisses de cultures fussent vraiment si bien fermées que des matières contagieuses n'auraient point pu pénétrer en elles. Les essais terminés, il examina les caisses et y découvrit, en effet, des fentes, mais des fentes très petites, admettons-le. Le fait qu'on trouvait dans plusieurs caisses du blanc et des moisissures pourrait aussi prouver que la culture avait été impure. A l'appui de son opinion, Klebahn cite aussi un examen qu'il a fait de deux filtres de coton ôtés de ces caisses employées. Ayant trouvé sur eux des spores, il conclut que par ces filtres mêmes des matières contagieuses auraient pu parvenir à l'intérieur des caisses.

Or ce qui m'étonne, c'est que Klebahn n'appelle pas l'attention sur une autre circonstance qui, en ce cas, pourrait être la source d'une conclusion erronée. C'est que dans ces essais ni les pots ni le milieu où poussaient les pieds n'avaient été privés de germes étrangers par une stérilisation préalable. Quelque soigneux qu'ait pu être le nettoiement des pots et des plantes, il est pourtant toujours concevable que sur les pots ou dans le sol — pour ne pas parler des parois des caisses — il y a eu des spores de rouille, de blanc et de moisissures, spores qui auraient pu causer la première éruption de ces maladies dans les caisses vers le cœur de l'été. Je ne tiens pas pour invraisemblable que c'est justement par là qu'il faut chercher la source de l'apparition du blanc et des moisissures dans ces caisses.

Mettre toutes les expériences de l'année 1899 d'accord avec sa manière de voir, ce n'est pas sans difficultés pour Klebahn. Surtout, cela concerne certaines observations sur la nature et sur le développement de la rouille jaune. En cultivant de l'Orge de Skinless à Hambourg en 1898, on n'avait trouvé, comme nous l'avons signalé dans ce qui précède, aucune trace de rouille jaune, ni dans les cultures en plein champ, ni dans les caisses de cultures. En 1899, il n'en fut pas ainsi. En plein champ l'Orge de Skinless portait alors de la rouille jaune en abondance, mais cette variété-là était aussi la seule qui se montrait envahie par cette rouille. Il faut ajouter que ce n'étaient pas seulement les plantes résultant des grains, moissonnés au Champ d'Expériences en 1897, mais aussi celles de grains indemnes, récoltés à Hambourg en 1898, qui, en ce cas, se montraient rouillées. Cet état des choses, qui par Klebahn est signalé comme un cas très extraordinaire, mais que du reste il n'essaye point d'expli-

quer, est parfaitement analogue à ceux que j'ai signalés dans ce qui précède — cas où des récoltes rouillées et de telles non rouillées se sont succédé (p. 105, etc.).

Mais, il y a des cas où les difficultés se multiplient tellement que Klebahn ne sait plus que faire. En faisant la description d'une tache de pustules dont il a suivi le développement dès le début même il dit (IV, 88), ainsi, tout d'abord, que « cette tache ne peut pas bien être à attribuer à l'intervention d'uredospores de plantes voisines malades, puisqu'elle a été une des premières à apparaître ». A la ligne suivante il déclare, « qu'en considérant la situation isolée de la tache, au milieu de la feuille, on ne peut que la regarder comme née d'une contagion extérieure ». En outre, on doit bien remarquer qu'auparavant Klebahn s'est donné bien de la peine pour montrer qu'une contamination directe au moyen de téleutospores ne se produit jamais, — et d'autres espèces de spores que les uredospores et les téleutospores, on n'en connaît pas.

Il y a encore certaines autres observations qui à Klebahn paraissent très étranges et qu'il ne peut point comprendre. En juillet et en août (IV, 87), il avait donc exécuté plusieurs essais d'inoculations, en partie sur du Blé avec des uredospores de la rouille jaune du Blé, et en partie sur de l'Orge avec des uredospores de la rouille jaune de l'Orge. Ces essais n'avaient pas donné de résultats, ce qui prouve que la faculté de germination et de contamination de ces spores était très faible. Par cette observation même et par une autre concernant le pouvoir de propagation du mycélium de la rouille jaune — c'est qu'il a trouvé ce pouvoir tout remarquable — Klebahn est amené à énoncer les suppositions suivantes : La propagation de cette forme de rouille ne pourrait-elle pas dépendre essentiellement de l'énergie de l'accroissement du mycélium et moins de l'intervention d'uredospores, et la germination plus faible des uredospores de la rouille jaune ne pourrait-elle pas être compensée par une force de propagation plus grande?

Fondé sur ces observations et sur quelques autres expériences qu'il avait faites, Klebahn dit qu'il serait fort à désirer que le développement de la rouille jaune fût suivi très minutieusement et examiné à fond (1).

h. *La germination capricieuse de certaines uredospores et*

(1) A ceux qui voudraient peut-être suivre ce conseil de Klebahn, je veux faire observer qu'une description assez détaillée du champignon de la rouille jaune — de sa structure et de son développement — existe vraiment. On peut la trouver dans l'ouvrage *Die Getreideroste* (Eriksson et Henning, I, 146-209), paru en 1896.

aecidiospores point réfutée. — Parmi les raisons que j'ai données pour une origine interne de maladie, il y a aussi celle que le pouvoir germinatif des uredospores et des æcidiospores de certaines formes de champignon est souvent très faible ou au moins capricieux. Sur l'exactitude de cette assertion Bolley a des doutes, et cela pour plusieurs raisons.

Pour commencer, Bolley (I, 889) demande si les résultats reçus par moi à la suite d'essais de germination ne pourraient pas dépendre de ce que j'aurais pu commettre une faute ou une négligence quelconque en exécutant les recherches. La source principale que Bolley a consultée a été un résumé (Eriksson, XVII), où j'ai fait un exposé très court des résultats de mes études. J'ose dire que si le critique s'était donné la peine de prendre connaissance non seulement de cet ouvrage-ci, mais encore des descriptions plus détaillées de ces essais, il aurait reconnu que ces doutes ont un fondement peu solide.

Dans l'ouvrage sur la spécialisation des rouilles des Céréales que j'ai publié en 1894 (Eriksson, I), — du reste le second des deux écrits desquels Bolley a recueilli ses connaissances dans le sujet, — j'ai exposé certaines tables faisant voir les divers degrés de germination. Dans ces chiffres Bolley voit encore une preuve contre l'opinion que je me suis faite sur la germination capricieuse des spores. Après avoir combiné tous ces chiffres dans un tableau synoptique, il dit qu'ils sont beaucoup trop élevés pour qu'on puisse fonder sur eux l'assertion d'une germination mauvaise de ces spores. Ces chiffres doivent plutôt, dit-il, nous amener à une opinion toute contraire.

Ce qui m'étonne, c'est que Bolley a pu croire que les recherches visant le pouvoir germinatif des spores, qu'on trouve publiées dans les tableaux en question, sont les seules que j'aie faites durant tout ce temps-là. Au contraire, j'en ai exécuté jusqu'à des centaines, pour ne pas dire des milliers. Que je n'aie, tout de même, employé pour des inoculations toute matière contagieuse dont le pouvoir germinatif a été examiné, c'est là une chose bien facile à comprendre. Car à quoi bon mettre son temps à faire des essais d'inoculations avec une matière contagieuse qui manque de vitalité ? On sait donc d'avance que de tels essais ne donneront que des résultats négatifs. Ce n'est ainsi qu'une seule fois que je me suis servi, pour un essai d'inoculation, d'une matière contagieuse montrant le premier ou le second degré de germination. Le plus souvent, nous avons, sans cérémonie, jeté la matière contagieuse si elle n'a pas montré une vitalité plus considérable, et dans les publications nous n'en avons

rien dit en détail. Voilà donc pourquoi le tableau synoptique de Bolley peut se présenter sous un tel aspect qu'il le fait en effet. Combien l'exposé de Bolley est trompeur et peu motivé, on le comprend aussi d'après ce qui vient d'être dit, et l'on reconnait en même temps que cet exposé ne peut point du tout détruire l'opinion énoncée ci-dessus quant à la faculté germinative de certaines espèces de spores, telle qu'elle se présente chez nous.

On ne peut pas non plus dire que les recherches faites par Bolley lui-même (I, 892) montrent qu'il en est autrement en Amérique. Dans un tableau spécial nous trouvons combinés tous les résultats de 21 essais de germination, exécutés dans ce pays-là. De ces essais 12 ont été faits avec de l'*Uredo rubigo-vera*, 6 avec de l'*U. graminis* et 3 avec de l'*Aecidium Berberidis* et tous ont fait preuve d'un pouvoir germinatif fort remarquable. Tout de même, ces essais sont beaucoup trop peu nombreux pour qu'on puisse, fondé sur eux, porter sur cette chose un jugement de valeur générale. En outre, il y a d'autres circonstances qui diminuent la valeur de ces essais.

Nous n'apprenons donc point ce qu'on entend ici par de l'*Uredo rubigo-vera*. A coup sûr nous ne pouvons pas penser à l'*Uredo glumarum*, car il paraît que cette forme-ci ne vit pas en Amérique, mais il nous reste toujours à choisir entre l'*U. dispersa* du Seigle et l'*U. triticina* du Blé. De laquelle de ces deux formes on veut parler ici, nous ne le savons pas, car on ne nous a pas dit sur quelle Céréale les spores ont été recueillies. Cette omission n'est point sans importance, l'expérience ayant montré que les spores de cette première forme germent régulièrement et facilement, mais celles de cette dernière capricieusement et difficilement.

De même il n'y a aucune indication au sujet de l'origine de cette matière d'*Uredo graminis* et d'*Aecidium Berberidis* dont on s'est servi pour les essais américains. Par cette négligence même la valeur générale de l'opinion énoncée par Bolley est, en quelque sorte, affaiblie. C'est que nous savons, grâce à des expériences acquises dans notre pays, qu'une faculté germinative inégale se manifeste chez les uredospores et les æcidiospores des diverses formes de la rouille noire, de telle manière que celles de la f. sp. *Avenæ* germent beaucoup plus facilement que celles de la f. sp. *Tritici*.

Or, s'il en est ainsi que les recherches, sur lesquelles se fonde Bolley, ne suffisent pas même à éclaircir la question parfaitement, tant qu'il s'agit de l'état des choses en Amérique, combien plus incapables ne deviennent-elles pas de démentir l'opinion énoncée par moi quant à la faculté germinative des uredospores et des æcidiospores de plusieurs des formes de champignon dont nous nous occu-

pons pour le moment! C'est par des centaines d'essais, exécutés durant bien des années, que j'ai été amené à considérer cette faculté, dans notre pays, comme souvent très faible ou au moins capricieuse. Au contraire la rectitude de cette opinion subsiste encore et doit subsister jusqu'à ce que de nouvelles investigations, sur le sujet, plus étendues et exécutées dans notre pays, aient réussi à la démentir.

i. *L'importance secondaire de la stérilisation des grains dans les essais de cultures isolées.* — Contre les résultats positifs, reçus par moi à la suite d'essais de cultures isolées, on a remarqué, plus d'une fois, que les grains dont je me suis servi pour ces essais n'ont pas été privés de germes étrangers par une stérilisation préalable. Les grains de la variété de Skinless que Linhart (I, 337) a employés pour des essais ont été stérilisés durant quatre heures dans une dissolution de sulfate de cuivre (1 p. 100), et Zukal (II, 18) a traité de la même manière les grains dont il s'est servi pour ses recherches.

Dans ce qui précède (p. 127, etc.) nous avons parlé de traitements mécaniques, destinés à tuer le germe de maladie qui pourrait vivre dans les grains. Ce que nous avons alors dit là-dessus ne peut qu'amener des doutes sur l'utilité des traitements employés par Linhart et par Zukal. Si nous considérons avec plus d'attention certaines choses, ces doutes doivent devenir encore plus grands. Car comment un tel moyen mécanique pourrait-il agir, et de quelle espèce de spores s'agirait-il en ce cas? Pour parler d'abord des urédospores, il faut dire qu'il est très peu vraisemblable qu'à l'époque de la moisson il y ait de telles spores sur l'Orge mûre. S'il y en a vraiment, il n'est pas à présumer qu'au printemps suivant — ainsi au bout de toute une demi-année — elles soient également vigoureuses et en état de contaminer les plantes poussantes. Les seules spores auxquelles nous puissions penser en ce cas sont donc les téleutospores. Pour ce qui concerne la désinfection des grains dans une dissolution de sulfate de cuivre, il y a bien de grandes raisons de douter de l'efficacité de ce moyen contre les téleutospores. Chez la rouille jaune de la variété d'Orge dont nous nous occupons pour le moment, comme du reste pour la plupart des cas (Eriksson et Henning, I, 199, etc.), nous voyons que les téleutospores vivent dans les grains, mais non à leur surface. Au contraire c'est au dedans des grains qu'on les trouve, formant des groupes de spores spéciaux. Il s'ensuit donc qu'elles sont hors d'atteinte pour le liquide dans lequel les grains sont trempés. Les essais décrits dans ce qui précède ont mis en évidence qu'il n'y a rien à espérer de l'influence d'un traitement à eau chaude suivant la

méthode de Jensen. A coup sûr, une désinfection dans du sulfate ou un autre traitement mécanique quelconque n'est pas plus efficace lorsqu'il s'agit d'essais de cultures isolées.

En exécutant un grand nombre des essais de cultures isolées dont j'ai parlé dans ce qui précède j'ai fait passer les grains plusieurs fois par une flamme pour tuer ainsi les spores qui, par hasard, pourraient se trouver à leur surface. Ce n'est pas que j'aie attribué beaucoup d'importance à un tel procédé ou que j'aie espéré d'en obtenir des résultats, mais j'ai seulement voulu, en quelque mesure, aller au-devant des désirs d'une critique point inattendue.

k. *Germes mycéliens observés par Zukal en Autriche et par Klebahn en Allemagne?* — Dans son dernier rapport, Zukal (II, 18) énonce qu'il a observé dans les cellules des feuilles « des masses de plasma étrangères et des corpuscules courbés, ressemblant à des bactéries ». Cependant il considère ces formations comme « des parasites de la famille des Chytridinées ou de l'ordre des Myxomycètes inférieurs ou peut-être de la famille des Bactériacées ». Il est ainsi d'avis que « ces formations n'ont aucun rapport avec les champignons de la rouille ». Tout de même il n'allègue pas les motifs de cette explication.

Identifier les formations dont parle Zukal et les germes mycéliens que j'ai décrits et représentés dans ce qui précède, ce serait impossible, la description que Zukal nous donne des formations en question étant si brève. Or, s'il en est vraiment ainsi que les formations observées par Zukal et les germes mycéliens décrits par moi sont identiques, il me paraît absurde de voir dans dans ces formations des phases de développement d'une bactérie quelconque, les dimensions de ces formations étant énormes en comparaison avec celles des bactéries.

En 1899, en examinant, au microscope, des feuilles d'Orge sur lesquelles l'éruption de l'*Uredo simplex* est en train de se refaire, Klebahn (IV, 90) a aussi trouvé certaines formations pareilles, et je tiens pour bien admissible que ce sont encore là des germes mycéliens. Les figures qu'il nous en donne viennent à l'appui de cette supposition, bien que Klebahn ne le croie point lui-même. Lui, au contraire, considère ces formations comme des suçoirs en rapport avec un mycélium intercellulaire, et tous sortis de ce mycélium.

QUATRIÈME PARTIE

PLAN A SUIVRE DANS LA LUTTE POURSUIVIE CONTRE LA ROUILLE DES CÉRÉALES

Dans ce travail, nous avons énoncé, au sujet de la nature de la rouille, et surtout de son origine et de sa propagation, de nouvelles opinions différant essentiellement des idées généralement répandues sur ces choses. Pour pouvoir réaliser avec plus de succès la lutte contre l'ennemi dévasteur que constitue la rouille des Céréales, il est évident qu'il faudra, à cause de ces nouvelles opinions mêmes, apporter bien des changements à l'organisation des essais visant cette maladie.

Si la source principale de la rouille est à chercher dans la plante elle-même — dans un germe de maladie vivant en elle d'une vie latente et parvenant peu à peu à sa maturation — il ne suffit donc plus ni d'éloigner du champ des Céréales ou de son voisinage, certaines plantes, comme le *Berberis*, le *Rhamnus* et l'*Anchusa*, plantes qui portent quelquefois des formes de rouille qui peuvent contaminer les Céréales, ni de couper de temps à autre les Graminées poussant aux bords des fossés, puisque celles-ci peuvent être envahies par des formes de rouille, ressemblant à celles qui attaquent les Céréales. Pour ce qui est des plantes nommées tout à l'heure, nous avons pu constater qu'elles ne peuvent propager la maladie aux Céréales qu'à une faible distance, la distance maxima à laquelle la propagation peut se produire étant seulement de dix à vingt mètres. Pour parler enfin des Graminées dont nous avons fait mention dans ce qui précède, il faut dire que celles-ci sont, le plus souvent, incapables de contaminer les Céréales, car ce n'est en général qu'à l'extérieur que les formes des Céréales et celles des Graminées des fossés présentent des ressemblances.

On ne peut pas non plus espérer qu'un traitement mécanique des grains ou de la récolte sur pied sera d'une grande utilité. Dans la semence le germe de la maladie est — s'il y existe — mêlé au grain dans un état de symbiose si intime qu'il n'est pas admissible qu'on

puisse par des moyens destinés à tuer le champignon (par la chaleur, etc.) séparer ces deux êtres. Au contraire, le germe de la maladie vit avec le grain et meurt avec lui.

Les nouvelles pustules apparaissant sans cesse sur les pieds sont donc nées moins d'une contagion extérieure, au moyen de spores provenant de pustules qui existent déjà, que d'un germe interne de maladie, germe qui se développe peu à peu en un mycélium donnant naissance aux spores. En ce cas, un arrosement — si après tout celui-ci peut se faire en grand — n'est ainsi d'aucune importance. Le liquide atteint toujours la source de maladie secondaire que constituent les spores, mais il ne peut jamais parvenir à la source principale, c'est-à-dire au germe interne de maladie.

*
* *

Les mesures à prendre pour réussir vraiment une fois à se rendre maître de la maladie sont tout autres : elles doivent être beaucoup plus vastes et elles feront perdre encore bien plus de temps. Je voudrais résumer mon opinion sur la manière d'organiser les nouvelles investigations dans les vœux principaux suivants :

1° *Dans tout pays* où la rouille des Céréales joue un grand rôle au point de vue pratique, on doit installer *une station d'expériences spéciale qui s'occupera d'investigations sur la rouille des Céréales.* A cette station on organisera des essais de plein vent avec les variétés de Céréales cultivées ou pouvant être cultivées dans le pays, pour apprendre ainsi à connaître la résistance de ces variétés aux différentes formes de rouille apparaissant dans le pays.

2° A mesure qu'on aura acquis, par des essais poursuivis durant cinq années de suite pour le moins, des connaissances sur les qualités des diverses variétés de Céréales et des différentes formes de rouille qu'on trouve dans le pays, il y aura lieu :

a. *De cesser de cultiver les variétés qui, par ces essais, se sont montrées très bien disposées à l'une ou à l'autre des formes de rouille les plus dangereuses*, et de choisir parmi les autres variétés celles qui ont fait voir une endurance suffisante contre le froid, qui ont mûri de bonne heure, qui ont été de bon rendement et qui ont uni ces caractères à d'autres qualités éminentes;

b. *De déterminer* par des recherches, réalisées et poursuivies d'après un plan systématique, *dans quelle proportion les circonstances extérieures de sol, de situation, d'engrais, de temps, etc., sont capables d'influer sur l'état de la rouille* dans la récolte future — pour ces essais on doit se servir de variétés qui se sont montrées très bien disposées à l'une ou à l'autre forme de rouille — et

c. De chercher par des *cultures rationnelles*, par des *améliorations* et par le *croisement* de certaines sortes ayant montré des qualités éminentes, à obtenir des races qui, sous tous les points de vue, soient à regarder comme les meilleures pour le pays.

3° Pour finir — la question de la rouille des Céréales étant de la plus grande importance au point de vue pratique pour tous les pays — *on doit fournir à ceux qui sont chargés de la direction de ces entreprises l'occasion de se rencontrer de temps en temps*, c'est-à-dire au moins tous les cinq ans, pour discuter ensemble, à mesure qu'on gagne de l'expérience, le profit de nouvelles observations et pour assurer à leurs travaux le bénéfice d'un plan essentiellement commun.

Stockholm, le 15 décembre 1900.

EXPLICATION DES PLANCHES

Pl. I. — *Essais de cultures isolées, l'automne 1893.* — Dix caisses de cultures où la ventilation se fait à l'aide d'un éventoir d'hélice mis en mouvement par la vapeur. — (Cfr. p. 16, etc.).

Pl. II. — *Essais de culture isolées, l'été 1895.* — Quatre caisses de cultures, rafraîchies par un courant d'eau froide. — (Cfr. p. 37, etc.).

Pl. III. — *Germes mycéliens de l'Uredo glumarum :* 1. Dans des cellules de feuilles de Blé de Michigan Bronce, le 16 juin 1893 $\left(\frac{800}{1}\right)$. — 2. Dans des cellules d'une feuille d'Orge de Skinless, coupe longitudinale, le 19 juillet 1893 $\left(\frac{500}{1}\right)$. — *Germes mycéliens de l'Uredo graminis.* — 3. Dans une cellule d'une feuille d'Orge de Skinless, le 20 juin 1896 $\left(\frac{800}{1}\right)$. — (Cfr. p. 67, etc.).

Pl. IV. — *Épis de Blé de Michigan Bronce,* récoltés en 1890 (année rouillée), en 1891 (année non rouillée), en 1892 (année rouillée) et en 1893 (année non rouillée). — (Cfr. p. 104, etc.).

Pl. V. — *Grains de Blé de Horsford,* récoltés en 1890 (année rouillée) de deux épis; *a*, grains ratatinés (**50**) ; *b*, grains bien nourris (**29**) ; — et en 1891 (année non-rouillée) de deux épis, tous (**86**) grains bien nourris. — (Cfr. p. 108, etc.).

LITTÉRATURE CITÉE

D. Mc. Alpine, I, *Ueber die Verwendung geschrumpter Körner vom rostigen Weizen als Saatgut.* Zeitschr. f. Pfl.-Krankh., Bd. II, 1892.

— II, *Australian Fungi.* Agric. Gaz. of New South Wales, vol. VI, p. 12. Sydney, 1896.

J. Banks, I, *A short account of the cause of the disease in corn called by farmers the blight, the mildew and the rust.* London, 1805.

A. Barclay, I, *A descriptive list of the Uredineæ occuring in the neighbourhood of Simla.* Journ. of the Asiat. Soc. of Bengal, vol. LVI, 2, n° 4, 1887 [Ref. : Centralbl. f. Bakt., 1890, p. 193].

— II, *Rust and Mildew in India.* Journ. of Bot., vol. XXX, n° 349-350. London, 1892.

A. de Bary, I, *Recherches sur le développement de quelques champignons parasites.* Ann. des Sc. nat., sér. 4, Bot., t. XX, 1863.

— II. *Neue Untersuchungen über die Uredineen, insbesondere die Entwickelung der Puccinia graminis und den Zusammenhang derselben mit Æcidium Berberidis.* Mon.-Ber. d. Akad. d. Wiss. zu Berlin. Sitz., 12 jan. 1865.

— III, *Neue Untersuchungen über Uredineen.* Ib., Sitz. 19 april 1866.

— IV, *Æcidium abietinum.* Bot. Zeit., 1879.

— V, *Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bacterien.* Leipzig, 1884.

— VI, *Ueber einige Sclerotinien und Sclerotinien-Krankheiten.* Bot. Zeit., 1886.

N. J. Berkeley et C. E. Broome, I, *Notices of British Fungi.* Ann. and Mag. of Nat. Hist., vol. XV. London, 1875.

H. L. Bolley, I, *Einige Bemerkungen über die symbiotische Mycoplasmatheorie bei dem Getreideroste.* Centralbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. IV, 1898.

M. A. Carleton, I, Voy. Hitchcock.

— II. *Cereal Rust of the United States.* A physiological Investigation. U. S. Departm. of Agric., Divis. of Veg. Phys. and Path., Bull. 16. Washington, 1899.

Conf., II, *Rust in Wheat.* Rep. of the Proc. of the Conf. held in Sydney, 1891 (p. 20 : Jethro Tull, *Horse-hoeing Husbandry.* Ed. 1, London, 1733 ; éd. franç., 1750 : Traité de la culture des terres, suivant les principes de M. Tull) [Cfr. A. de Bary, II, 35].

M. Cornu, I, *Chythridinées parasites des Saprolégniées.* Ann. des Sc. nat., sér. 5, Bot., t. XV. Paris, 1872.

A.-P. Decandolle, I, *Sur les champignons parasites.* Ann. du Mus. d'Hist. nat., t. IX. Paris, 1807.

P. Dietel, I, *Beiträge zur Morphologie und Biologie der Uredineen.* Bot. Centralbl., Bd. XXXII, 1887.

J. Ekkert, I, *Ueber den Einfluss, welchen die Rostkrankheit auf die Keim-und Entwicklungs-Fähigkeit der Körner der durch sie befallenen Getreidepflanzen ausübt.* Fühl. Landw. Zeit., 1874.

Ellis Smitt, I, *Preventive for rust in wheat.* Melbourne 1890 [Ref. : Zeitschr. f. Pfl.-Krankh., Bd. II, 1892, p. 123].

J. Eriksson, I, *Ueber die Specialisierung des Parasitismus bei den Getreiderostpilzen.* Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XII, 1894.

— II, *Ueber die Förderung der Pilzporenkeimung durch Kälte.* Centralbl. f. Bakt., Abt. 2, Bd. I, 1895.

— III, *Ist die verschiedene Widerstandsfähigkeit der Weizensorten gegen Rost konstant oder nicht?* Zeitschr. f. Pfl.-Krankh., Bd. V, 1895.

— IV, *Welche Grasarten können die Berberitze mit Rost anstecken?* Ib., Bd. VI, 1896.

— V, *Neue Untersuchungen über die Specialisierung, Verbreitung und Herkunft des Schwarzrostes (Puccinia graminis* Pers.). Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXIX, 1896.

— VI, *Einige Beobachtungen über den stammbewohnenden Kiefernblasenrost, seine Natur und Entwickelungsweise.* Centralbl. f. Bakt., Abt. 2, Bd. II, 1896.

— VII, *Welche Rostarten zerstören die australischen Weizenernten?* Zeitsch. f. Pfl.-Krankh., Bd. VI, 1896.

— VIII, *Studien über den Hexenbesenrost der Berberitze (Puccinia Arrhenatheri* Kleb.). Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pfl., Bd. VIII, 1896.

— IX, *Ueber den Berberitzenstrauch als Träger und Verbreiter von Getreiderost.* Landw. Vers.-Stat., Bd. XLIX, 1897.

— X, *Landtbruksbotanisk Berättelse af är 1897.* Kgl. Landtbr.-Akad. Handl. o. Tidskr., 1897.

— XI, *Vie latente et plasmatique de certaines Urédinées.* C. R. de l'Académie des Sc. Paris, 1897.

— XII, *Der heutige Stand der Getreiderostfrage.* Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XV, 1897.

— XIII, *Einige Bemerkungen über das Mycelium des Hexenbesenrostpilzes der Berberitze.* Ib.

— XIV, *Weitere Beobachtungen über die Specialisierung des Getreideschwarzrostes.* Zeitschr. f. Pfl.-Krankh., Bd. VII, 1897.

— XV, *Neue Beobachtungen über die Natur und das Vorkommen des Kronenrostes.* Centralbl. f. Bakt., Abt. 2, Bd. III, 1897.

— XVI, *Zur Charakteristik des Weizenbraunrostes.* Ib.

— XVII, *Principaux résultats des recherches sur la rouille des Céréales, exécutées en Suède.* Rev. gén. de Bot., t. X, 1898 [Voy. aussi : Bot. Centralbl., Bd. LXXII, 1897; Bot. Gaz., vol. XXV, 1898, et Agric. Gaz. of N. S. Wales. 1898].

— XVIII, *Ueber die Dauer der Keimkraft in den Wintersporen gewisser Rostpilze.* Centralbl. f. Bakt., Abt. 2, Bd. IV, 1898.

— XIX, *Étude sur le Puccinia Ribis* D. C. *des Groseillers rouges.* Rev. gén. de Bot., t. X, 1898.

— XX, *Zu der Getreiderostfrage.* Centralbl. f. Bakt., Abt. 2, Bd. V, 1899.

— XXI, *Nouvelles études sur la rouille brune des Céréales.* Ann. des Sc. nat., sér. 8, Bot., t. IX. Paris, 1899.

— XXII, *D'où vient la rouille des Céréales?* Rev. gén. des Sc. pur. et appl., an. II. Paris, 1900.

— XXIII, *La rouille des Céréales.* VI[e] Congr. intern. d'Agricult. Paris, t. I, sect. VII, 1900.

J. Ericksson, XXIV, *Fortgesetze Studien über die Hexenbesenbildung bei der gewöhnlichen Berberitze.* Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pfl., Bd. VIII, Heft 2, 1901.
— et E. Henning, I, *Die Getreideroste, ihre Geschichte und Natur sowie Massregeln gegen dieselben.* Stockholm, 1896.
Farm, I, *Farmer's Magazine*, vol. VI, Edinburgh, 1805.
A. Fischer, I, *Untersuchungen über die Parasiten der Saprolegnieen.* Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XIV, 1882.
A. B. Frank, I, *Die Krankheiten der Pflanzen.* Breslau, 1880.
[E. Fries], I, *Om brand och rost på växter jämte fullständig underrättelse om deras kännetecken, orsaker samt medel till deras förekommande.* Lund, 1821.
E. Hallier, I, *Wie überwintert der Getreiderost?* Oester. Landw. Woch.-Bl., 1878 [Ref. : Bot. Jahresb. 6 (1878), Abt. II, p. 1193].
R. Hartig, I, *Lehrbuch der Baumkrankheiten.* Aufl. 2. Berlin, 1889.
L. Hecke, I, *Ueber den Getreiderost in Oesterreich im Jahre 1898*, Zeitschr. f. d. Landw. Vers.-Wesen, Jahrg. 2, 1899.
A. S. Hitchcock et M. A. Carleton, I, *Preliminary report on rusts of grain.* Exper. Stat., Kansas St. Agric. Coll., Manhattan, Bull. 38, 1893.
Jahresber., I, *Botanischer Jahresbericht.* Jahrg. 7 (1879), Abt. 1.
— II, *Jahresbericht des Sonderausschusses für Pflanzenschultz*, 1895. Arb. d. Deutsch. Landw. Ges., n° 19.
— III, Ib., 1896, n° 26.
— IV, Ib., 1897, n° 29.
— V, Ib., 1898, n° 38.
H. Klebahn, I, *Kulturversuche mit heteröcischen Rostpilzen.* V. Ber. (1896). Zeitschr. f. Pfl.-Krankh., Bd. VI, 1896.
— II, *Ueber den gegenwärtigen Stand der Biologie der Rostpilze.* Bot. Zeit., 1898, n° 10.
— III, *Ein Beitrag zur Getreiderostfrage.* Zeitschr. f. Pfl.-Krankh., Bd. VIII, 1898.
— IV, *Beiträge zur Kenntniss der Getreideroste.* II, Ib., Bd. X, 1900.
F. Körnicke, I, *Mycologische Beiträge.* Hedwigia, 1877.
— II, *Die Arten und Varietäten des Getreides.* Handb. d. Getreidebaues, Bd. I. Bonn, 1885.
G. Lagerheim, I, *Ueber ein neues Vorkommen von Vibrionen in den Pflanzenzellen.* Öfvers. af K. Sv. Vet.-Ak. Förh. Stockholm, 1899, n° 6.
G. Linhart, I, *Az Eriksson-féle mycoplasma-elmélet* (La théorie de mycoplasma d'Eriksson). Kisérletiigyi Közlemények. Köt. 1, Füz. 6. Budapest, 1898, S. 335-339.
— II, *Gabonáink Rozsdobetegsége Különös tekintettel a Buza rozsdájára.* Budapest, 1900.
P. Magnus, I, *Das epidemische Auftreten von Puccinia Compositarum auf Centaurea Cyanus.* Sitz.-ber. d. Bot. Ver. d. Prov. Brandenb., 30 Juli, 1875.
— II, *Die Entwickelung der Puccinii Oreoselini* Fckl. Sitz.-ber. d. Ges. Naturf. Fr. 1877.
E. Marchal, I, *Rouille des Céréales.* Rapport sur les maladies cryptogamiques, année 1899. Bruxelles, 1900.
G. Massee, I, *The Cereal Rust Problem.* — *Does Eriksson's Mycoplasma exist in Nature?* Natural Science, 1898.
F. Müller, I, *Beiträge zur Kenntniss der Grasroste.* Beih. z. Botan. Centralbl., Bd. X, 1901, S. 181-212.
J. Müller, I, *Die Rostpilze der Rosa-und Rubus-Arten und die auf ihnen vorkommenden Parasiten.* Landw. Jahrb., Bd. XV. Berlin, 1886.

A. Nestler, I, *Ueber einen in der Frucht von Lolium temulentum vorkommenden Pilz.* Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XVI, 1898.
F. C. Newcombe, I, *Perennial mycelium of the fungus of Blackberry Rust.* Journ. of Mycol., vol. VI. Washington, 1890.
P. Nielsen, I, *Om rusten i vintersaeden.* Ugeskr. f. Landm., 1874, Bd. II, Kjöbenhavn.
A. N. Pearson, I, *Rust in Wheat.* Victoria departm. of Agric., Bull. 14. Melbourne, 1891.
Pfl.-Krankh., I, *P. Sorauer's Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten.* Bd. II, Stuttgart, 1892.
C. B. Plowright, I, *A Monograph of the British Uredineæ and Ustilagineæ.* London, 1889.
F. Pogge, I, *Zur Rostfrage.* Zeitschr. f. Pfl.-Krankh., Bd. III, 1893.
E. Rostrup, I, *Et eiendomligt Generationsforhold hos Puccinia suaveolens* (Pers.). Forh. ved de Skand. Naturf. II[te] Möde i Kjöbenhavn 1873. Kjöbenhavn, 1874.
J. Schrœter, I, *Entwickelungs-Geschichte einiger Rostpilze.* Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pfl., Bd. III, 1879.
— II, *Pilze.* F. Cohn's Kryptogamenflora von Schlesien, Bd. III, Lief. 3. Breslau, 1887-1889.
W. G. Smith, I, *Diseases of Field and Garden Crops.* London, 1884.
— II, *Sweet William Fungus.* Gard. Chron., sér. 2, vol. XXI, 1884.
— III, *Corn Mildew*, Ib., vol. XXIV, 1885.
W. T. Swingle, I, *Two new organs of the plant cell.* Bot. Gaz., vol. XXV, 1898.
L. R. Tulasne, I, *Second Mémoire sur les Urédinées et les Ustilaginées.* Ann. des Sc. nat., sér. 4, Bot., t. II, 1854.
— II, *Selecta Fungorum Carpologia.* I, Parisiis, 1861.
Victoria-Bulletin, I, *Report on the Smith Ellis's Scheme for preventing Rust in Wheat.* Victoria Departm. of Agric., Bull. 14. Melbourne, 1861.
H. M. Ward, I, *Researches on the Life-history of Hemileia vastatrix, the Fungus of the « Coffee-leaf Disease ».* Journ. of the Linn. Soc., Bot., vol. XIX, London. 1882.
H. Zukal, I, *Untersuchungen über Rostpilzkrankheiten des Getreides in Oesterreich-Ungarn.* Sits.-Ber. d. Kais. Ak. d. Wiss. in Wien, Mat.-nat. Cl., Bd. CVIII, Abt. 1, 1899. Sitz. 22 Juni.
— II, Ib., Sitz. 1 Juli (Zeitschr. f. Pfl.-Krankh., Bd. X, 1900).

RECHERCHES ANATOMIQUES

SUR

LES EUPHORBIACÉES

Par Louis GAUCHER.

INTRODUCTION

Les anatomistes qui, dans ces dernières années, se sont surtout préoccupés de rechercher l'influence du milieu, sur l'organisation de la plante, tendent à voir, entre les caractères d'adaptation et les caractères de filiation, des différences moins nettes, des limites moins définies que Vesque ne leur en accordait tout d'abord.

Tous les organes, tous les tissus semblent, en effet, aptes à se modifier, suivant les conditions de vie ; et, les exemples nous manquent, pour nous permettre de penser que seuls, ceux chez lesquels nous retrouvons des liens de parenté entre divers êtres, puissent se conserver dans toute leur intégrité, malgré cette influence.

A tout prendre, il n'y a donc pas des caractères purement épharmoniques, et des caractères uniquement phylétiques, comme Vesque les a encore appelés, mais seulement des caractères adaptationnels plus ou moins stables, qui nous révèleront les affinités des membres d'un même groupe, quand, par la filiation, ils se seront fixés et étendus à ce groupe tout entier.

Dans un ensemble restreint de plantes, ayant un même

mode de vie, la recherche de ces affinités est chose relativement simple; mais elle se complique singulièrement si l'on s'adresse à quelqu'une des grandes familles de Phanérogames. On doit s'attendre ici à rencontrer une structure anatomique des plus disparates, non seulement parce que les représentants de la famille étudiée vivent forcément dans des conditions différentes, mais encore, parce que les moyens par lesquels la plante s'adapte à un même milieu, varient suivant le groupe, suivant la tribu ou le genre examinés.

Ne pourrait-on même pas se demander si, en pareil cas, les affinités peuvent toujours être retrouvées; si, au cours des modifications subies, tandis que variait l'habitat, les types primitifs n'ont pas été transformés à tel point, que leurs descendants ne soient parfois devenus méconnaissables ?

On m'objectera qu'un certain nombre de caractères externes sont cependant extrêmement constants, et qu'en raison même de leur constance, ils ont été choisis comme bases de la classification actuelle. Mais, de ce que la constitution de la fleur, par exemple, peu sujette à l'influence du milieu, sera constante chez un grand nombre de végétaux rangés dans une même famille, s'ensuit-il qu'il doive en être de même de la structure des autres organes, et retrouvera-t-on forcément un caractère ou un faisceau de caractères anatomiques communs ?

Telle est la question que je me suis posée en abordant l'étude des Euphorbiacées.

Cette famille est, à coup sûr, l'une des plus vastes parmi les Phanérogames, ce qui ne l'empêche pas d'être très homogène par son gynécée et son fruit tricoque. Extrêmement répandus à la surface du Globe, les végétaux qui la composent se sont pliés à des modes de vie fort différents, et leur étude anatomique promettait d'être des plus intéressantes. Elle le promettait d'autant plus, que certaines questions, touchant à leur anatomie générale, n'ont jamais été étudiées ou ne l'ont été que d'une façon incomplète.

Les laticifères notamment, et le liber interne ne sont connus que chez un nombre relativement restreint d'Euphorbiacées ; les tannifères n'y ont jamais été décrits.

Il importait, par conséquent, de revenir sur l'étude des uns, de déterminer la constitution des autres, en étendant ces observations au plus grand nombre possible d'espèces.

Je me suis donc proposé de suivre les variations de structure, qui peuvent être rencontrées dans cette famille; de reconnaître s'il existe des caractères communs à ses nombreux représentants ; de rechercher, enfin, les affinités des Euphorbiacées entre elles. Mon attention ne s'est portée que sur les organes les plus soumis à l'adaptation : la tige et la feuille, et chaque fois que cela m'a été possible, pour me faire une idée plus exacte des caractères d'une espèce, j'ai étudié des échantillons de localités différentes.

ORIGINE DES ÉCHANTILLONS

De telles recherches ne pouvaient être entreprises qu'avec des matériaux nombreux, et nombreux aussi sont les correspondants à qui je me suis adressé, pour me les procurer. Je dois à leur obligeance d'avoir pu réunir près de cinq cents échantillons provenant des diverses parties du monde, et je me fais un devoir de leur adresser ici mes plus vifs remerciements. Je suis surtout très reconnaissant à M. Pax de m'avoir procuré le plus grand nombre des spécimens que j'ai étudiés. Les Euphorbiacées lui sont familières, et, parmi toutes celles qu'il a décrites ou classées, dans l'herbier de Breslau, j'ai pu, grâce à lui, avoir en main les espèces les plus intéressantes.

MM. les professeurs Bureau, du Muséum de Paris; John Briquet, de Genève; Heckel, de Marseille; Engler, de

Berlin; Gérard, de Lyon; le comte de Solms-Laubach, de Strasbourg; Mac Leod, de Gand; Gravis, de Liège; T. Bruno-Carreiro de Saint-Michel (îles Açores); Singer, du Jardin Hanbury, à la Mortola; O. Drude, de Dresde; Julio Henriquès, de Lisbonne, m'ont aidé, par leurs envois, à mener ce travail à bonne fin, et je leur en sais aussi beaucoup de gré.

Je n'aurai garde d'oublier le R. P. Dekindt, des Missions portugaises de Huilla, à qui je suis redevable, d'avoir pu examiner plusieurs échantillons de la Côte occidentale d'Afrique, non décrits encore jusqu'ici.

Enfin, il m'est agréable de clore cette liste par les noms de MM. Granel, directeur du Jardin des Plantes, et Daveau, conservateur de l'herbier de Montpellier, qui, avec une amabilité et une courtoisie auxquelles ils m'ont, depuis longtemps, habitué, m'ont laissé puiser dans les riches collections dont ils ont la garde.

DIVISION DU SUJET

Mon travail est divisé en deux parties : la première renferme tout ce qui a trait à la structure anatomique de la famille; la seconde est l'étude systématique et comparée des tribus et des genres.

La première partie comprend deux chapitres : l'un, consacré à la description des caractères de la tige et de la feuille, l'autre, à l'étude des *laticifères* et des *tannifères*. J'étudie, dans ce dernier chapitre, les formes variées que chacun de ces appareils revêt, chez les Euphorbiacées, et les similitudes de structure qu'ils montrent, quand on les compare l'un à l'autre. Je les suis dans leur course, à travers les tissus de la tige et de la feuille, en examinant les connexions étroites que les laticifères surtout contractent avec ces tissus. J'indique enfin le rôle physiologique qui, étant données ces considérations, me paraît devoir être assigné aux laticifères.

Ce travail se termine par l'énoncé des conclusions auxquelles je suis arrivé, et la liste des plantes que j'ai étudiées.

Le plan que j'en donne ci-dessous en fera mieux saisir les divisions, et servira en même temps de table des matières.

Je n'ai pas cru devoir consacrer un chapitre spécial, à l'historique du sujet. A part le mémoire de M. Pax (1) sur la tige des Euphorbiacées, aucun travail d'ensemble n'a été publié sur l'anatomie de cette famille. Rien, ou presque rien, n'a été fait sur la feuille. Tout se résume à de courtes notes, concernant seulement quelques espèces. J'ai donc préféré faire mention de ces divers travaux, dans le cours même de ce mémoire et au fur et à mesure que l'occasion s'en présentait.

J'ai suivi dans mes recherches la classification de M. Pax (2).

Avant d'aborder ce travail, je tiens à adresser mes vifs remerciements à M. Ch. Flahault pour les savants avis qu'il m'a donnés, chaque fois que j'ai eu recours à son obligeance.

M. Courchet, en m'aidant de ses conseils éclairés et bienveillants, m'a facilité, lui aussi, la tâche entreprise, et je suis heureux de lui en témoigner ici, toute mon affectueuse gratitude.

(1) F. Pax. *Die Anatomie der Euphorbiaceen in ihrer Beziehung zum System derselben* (Botanische Jahrbücher. Bd V, Heft IV, 1894).

(2) *Id.*, in Engler et Prantl, *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, III Teil., 5 Abteilung.

PLAN DU TRAVAIL

PREMIÈRE PARTIE. — **ANATOMIE GÉNÉRALE** 168

CHAPITRE PREMIER. — **CARACTÈRES DE LA TIGE ET DE LA FEUILLE** 168

Anatomie de la tige 168

APPAREILS DE REVÊTEMENT 168

Épiderme 168

1. Cellules épidermiques 168
2. Poils 170
3. Stomates 170

Liège 170

1. Origine du liège 171
2. Caractères histologiques 172

ÉCORCE 174

1. Caractères histologiques 174
2. Contenu cellulaire 176

SYSTÈME LIBÉRO-LIGNEUX 179

1. Configuration générale 179
2. Développement de l'anneau libéro-ligneux et de son sclérenchyme externe 180

Péricycle 183
Liber 186

1. Faisceaux libériens 187
2. Rayons médullaires 190

Bois 193

LIBER INTERNE 194
MOELLE 200

Anatomie de la feuille 203

PÉTIOLE 203
LIMBE 206

Nervure 206
Épiderme 213

1. Cellules épidermiques 213
2. Poils 220
3. Stomates 223

Mésophylle 224

Chapitre II. — **LATICIFÈRES ET TANNIFÈRES** 230
Laticifères 231
Laticifères inarticulés ou unicellulaires 231
Laticifères inarticulés dans la tige 232
Laticifères inarticulés dans la feuille 235
Laticifères articulés ou pluricellulaires 238
Résumé des caractères des laticifères 243
Le latex 245
Considérations sur le rôle des laticifères et sur leur nature, au point de vue biologique 246
Résumé de ces considérations 249
Tannifères 249
Résumé des caractères des tannifères 256

DEUXIÈME PARTIE. — **ANATOMIE COMPARÉE** 258
Conclusions 297
Liste des plantes étudiées 302

PREMIÈRE PARTIE

ANATOMIE GÉNÉRALE

CHAPITRE PREMIER

ANATOMIE DE LA TIGE

APPAREILS DE REVÊTEMENT

Je décrirai sous ce titre l'épiderme et le liège. Les caractères de l'épiderme de la tige se retrouvant presque toujours dans la feuille, je n'en ferai ici qu'une description sommaire, en insistant sur les particularités spéciales à la tige, et me réservant de traiter cette question avec plus de détails, à propos de la feuille.

Épiderme.

Dans l'étude de l'épiderme, je distinguerai trois parties : les cellules épidermiques proprement dites, les poils et les stomates.

1. Cellules épidermiques. — Presque toujours carrées ou rectangulaires, quand on les examine en coupe transversale, les cellules de l'épiderme peuvent quelquefois se renfler vers l'extérieur, et leur membrane prendre une forme de coupole (*Euphorbia Myrsinites*), ou bien se prolonger en papilles plus ou moins longues. C'est ainsi qu'on les observe dans les *Andrachne*, dans *Phyllantus juglandifolius*, etc.

La cuticule est nettement différenciée du restant de la membrane, chez certaines espèces, et il ne paraît pas y

avoir, entre elle et cette membrane, interposition de couches cuticulaires. Soumise à l'action des réactifs, cette cuticule forme, à la surface de l'épiderme, un liséré très coloré, dans lequel la cutine paraît fortement condensée, si l'on en juge par l'intensité de cette coloration (*Euphorbia Gerardiana* γ *minor*).

C'est, d'une manière générale, sur le bord externe de l'épiderme que la cutine se trouve localisée, quel que soit d'ailleurs son mode de condensation. Il peut cependant arriver qu'elle s'insinue, dans les parois latérales des cellules épidermiques, et jusqu'à leur extrémité (*Amanoa Javanica*), ou qu'elle se fixe au sommet de l'angle formé par les parois latérales et les parois profondes. C'est ainsi que dans *Euphorbia dendroides*, on observe, en ces points, de petits boutons de cutine.

Chez les Euphorbes cactiformes, la cutine envahit toute l'épaisseur de la membrane externe, et, chez le plus grand nombre d'entre elles, elle est surmontée d'un enduit cireux, que de Bary (1) a signalé chez les jeunes tiges d'*Euphorbia piscatoria*, *caput medusæ*, *ornithopus*, *Canariensis*; que Schacht (2) a également reconnu chez *E. balsamifera*. Cet enduit se dépose tout d'abord sous la forme d'un vernis cassant, qui s'accroît peu à peu, par couches stratifiées. Dans *E. Canariensis*, ainsi que Frank (3) le fait remarquer, l'épaisseur de la croûte de cire est parfois considérable et peut atteindre jusqu'à 70 μ. En examinant, à plat, les épidermes munis de leur couche cireuse, j'ai pu me rendre compte que l'enduit de cire est perforé, à l'endroit des stomates, dont la fonction peut dès lors facilement s'exercer, malgré l'épaisse enveloppe protectrice qui revêt la tige.

L'épiderme divise souvent ses cellules, soit au moyen de

(1) De Bary, *Vergleichende Anatomie*, p. 87.
(2) Schacht, *Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse*. Berlin, 1856-59, t. I, p. 287.
(3) Franck, *Lehrbuch der Botanik*, t. I, p. 134.

cloisons dirigées d'une façon irrégulière, comme celles que Vesque (1) a observées chez *Pedilanthus Houlletianus ;* soit au contraire en produisant une assise régulière, sous-épidermique. C'est là un fait, que j'ai constaté chez un très grand nombre d'espèces.

C'est également un fait des plus fréquents, de voir les cellules épidermiques remplies de tannin. Nombreux aussi sont les genres où l'épiderme contient des macles d'oxalate de calcium (*Ditaxis*, *Chiropetalum*, *Argyrothamnia*, *Caperonia*, *Acalypha*, pour ne citer que ceux-là). Les cellules renfermant ces macles sont alors différenciées des autres ; elles sont généralement cubiques et entièrement remplies par ces concrétions calcaires.

2. Poils. — Toutes les formes de poils sont représentées sur la tige des Euphorbiacées : poils simples, unicellulaires ou unisériés des Euphorbiées; poils rameux des *Phyllanthus*; poils en écusson ou poils glandulaires des Crotons; poils en navette des *Ditaxis*. Les poils de la tige se retrouvent d'ailleurs sur la feuille, et je décrirai en détail leur structure, quand il sera question de cet organe.

3. Stomates. — Les stomates sont situés, ou bien à fleur de l'épiderme, ou bien ils sont à peine un peu enfoncés au-dessous de la cuticule. Leur situation n'est jamais plus profonde, même chez les plantes, les plus xérophiles. Chez certaines Euphorbes cactiformes, par exemple, c'est au niveau même de la cuticule qu'on peut les observer.

Quant aux particularités de leur structure, à la forme de l'ostiole et des arêtes qui la bordent, à leurs cellules annexes, il sera fait mention de tous ces caractères à propos de la feuille, dans laquelle on les retrouve intégralement.

Liège.

Le liège se forme toujours de bonne heure ; simultanément parfois, avec l'appareil libéro-ligneux secondaire, qui

(1) Vesque, *Anatomie comparée de l'écorce*. Thèse Paris, 1876, p. 12.

cependant est très précoce. Il est souvent fort développé, et a déjà acquis une certaine épaisseur, que le phelloderme ne s'est pas encore différencié. Aussi, au lieu de faire une description du périderme, décrirai-je isolément le liège, qui est bien souvent le seul tissu secondaire formé, à la périphérie d'une tige et qui, partant, peut fournir des caractères précieux à enregistrer. Tout ce qui a trait au phelloderme, sera étudié avec l'écorce proprement dite.

1. ORIGINE DU LIÈGE. — Vesque (1) qui a examiné quelques Euphorbiacées, au point de vue du développement de leur liège, donne, comme siège del'assise génératrice de ce tissu, l'assise sous-épidermique. C'est aussi l'opinion de M. Pax (2), et c'est également la conclusion à laquelle je suis arrivé, après l'étude des nombreuses espèces sur lesquelles j'ai porté mon attention. Quelques exceptions à cette règle valent cependant la peine d'être signalées.

Selon Schacht (3) l'assise génératrice est située dans l'épiderme dédoublé, chez *Euphorbia antiquorum*. La moitié interne de l'épiderme devient génératrice, tandis que la moitié externe et la cuticule s'exfolient. Le même fait se produit, ainsi que j'ai pu le constater, dans *Euphorbia piscatoria*. Chez *Phyllanthus Welwitschianus*, c'est la deuxième ou la troisième assise sous-épidermique qui est génératrice; c'est la troisième ou la quatrième chez *Mischodon Zeylanicum*, et, chez un *Petalodiscus* (sp ?) que j'ai égalementétudié. Pour M. Pax (4), dans le genre *Baccaurea*, le liège naît près du liber, à sept ou huit assises au-dessous de l'épiderme. J'ai constaté que dans *Baccaurea racemosa*, il prend naissance dans la zone du liber scléreux, qu'il refoule vers l'extérieur. Enfin, j'ai observé, à maintes reprises, que dans une même tige, et à une même hauteur, la zone où naît l'assise génératrice n'est pas invariable,

(1) Vesque, *loc. cit.*, p. 113.
(2) Pax, *loc. cit.*, p. 397.
(3) Schacht, *loc. cit.*, p. 287.
(4) Pax, *loc. cit.*, p. 397.

loin de là. Dans *Euphorbia piscatoria*, l'épiderme donne du liège, en même temps que la deuxième assise sous-épidermique; dans *Acalypha colorata*, c'est à la fois l'assise sous-épidermique et la seconde ou la troisième assise, qui le fournissent (fig. 1). Dans *Agrostistachys longifolia*, où l'écorce porte, par endroits, du collenchyme externe, l'assise sous-épidermique est génératrice, aux endroits sans collenchyme; et, dans le restant de l'écorce, c'est-à-dire, dans la partie la plus étendue, le liège naît sous le collenchyme, à sept ou huit assises, au-dessous de l'épiderme.

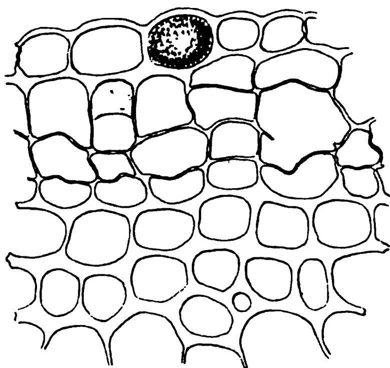


Fig. 1. — *Acalypha colorata*. Développement du liège (1).

Les lenticelles sont généralement d'origine sous-stomatique. M. Pax a vérifié ce fait pour *Hura crepitans*; je l'ai observé aussi chez plusieurs espèces telles que : *Euphorbia dendroides*, *Mischodon Zeylanicum*, etc.

2. Caractères histologiques. — Le liège est presque toujours formé de cellules tabulaires, à parois minces. C'est un liège spongieux, comme on l'a encore appelé. Il peut arriver cependant que le liège des lenticelles soit différent de celui qui naît dans les autres points de la tige. C'est ce qui a lieu pour *Mischodon Zeylanicum*, par exemple, où le liège est spongieux, sur sa plus grande étendue, sauf aux endroits des lenticelles, où il est formé de cellules, dont les parois internes sont sclérifiées (fig. 2). Ailleurs, c'est sur toute son étendue que le liège a ses parois internes épaissies et scléreuses. C'est là un caractère assez fréquent, presque général chez les Mercurialinées, et que l'on retrouve

(1) Le grossissement est, en général, de 450 diamètres. Je l'indiquerai seulement pour les figures où il sera différent de celui-ci.

à maintes reprises, chez les Andrachninées, et en particulier dans les genres *Savia*, *Amanoa*, *Actephila*, *Ptealadiscus*, *Discocarpus*. Rarement les parois des cellules subéreuses sont complètement sclérifiées ; j'ai pourtant rencontré ce fait chez deux *Antidesma* : *A. Menasu* et *A. Ghaisembilla*. Bien souvent, l'assise génératrice est tannifère comme dans *Savia erythroxyloides*, ou bien le liège en entier est envahi par le tannin (Antidesminées, Toxicodendrinées, Sténolobées). Dans *Croton gratissimus* il englobe, en se formant, les cristaux d'oxalate de calcium de l'écorce externe; dans *Ditaxis fasciculata* il contient des fibres parmi ses cellules subérifiées (fig. 3).

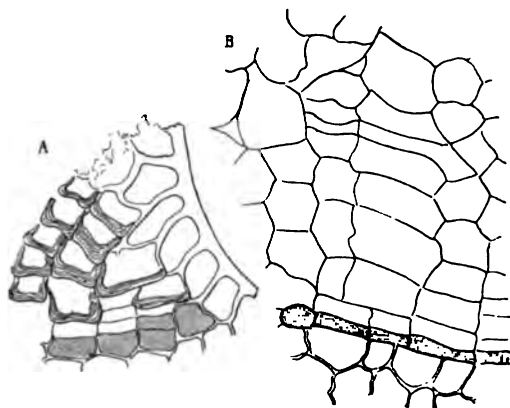


Fig. 2. — *Mischodon Zeylanicum*. — A, une partie d'un lenticelle ; B, liège périphérique. L'assise génératrice est tannifère.



Fig. 3. — *Ditaxis fasciculata*. Liège muni de fibres.

ÉCORCE

1. Caractères histologiques. — L'écorce a généralement une teinte brune, due au tannin qu'elle contient. Quelquefois entièrement parenchymateuse, elle est munie, le plus souvent, soit à la périphérie, soit, bien plus rarement, dans sa région moyenne, d'une zone de collenchyme. C'est toujours un collenchyme à cellules rondes, avec des parois uniformément épaisses. Les Ricins sont peut-être les seuls à faire exception à cette règle. Leurs cellules collenchymateuses sont seule-épaissies aux angles.

La présence de cette gaine de collenchyme s'étend à des groupes entiers, sauf toutefois aux espèces palustres qui en sont généralement dépourvues. On la retrouve plus ou moins épaisse, plus ou moins continue, chez les Crozophorinées, les Mercurialinées, les Acalyphinées, les Euphorbiées, les Plukénétiinées, et, d'une manière générale, chez le plus grand nombre des Crotonoïdées et chez plusieurs Phyllanthoïdées. L'assise génératrice externe étant presque toujours d'origine sous-épidermique, ce collenchyme se trouve comprimé, à un moment donné, entre les formations secondaires externes et les formations internes, et n'est représenté alors que par un cercle nacré, formé de cellules réduites à leurs parois pressées les unes sur les autres. C'est sous cette forme qu'on le trouve généralement chez les tiges ayant atteint la structure secondaire.

Beaucoup demeurent à cet état; mais chez beaucoup d'autres aussi, l'écorce secondaire se sclérifie plus ou moins, avec l'âge. Dans le genre *Discocarpus* la sclérose ne gagne que les parois internes des cellules, mais toute l'écorce subit cette modification (fig. 4). Ailleurs, elle intéresse la totalité de la membrane cellulaire. On observe alors, comme dans *Aleurites cordata*, des cellules scléreuses isolées, ou groupées par deux ou trois, en séries longitudinales; ou bien, ce sont deux assises de sclérites s'étendant sous l'épiderme

[*Manniophyton Africanum* (fig. 5), *Cyclostemon Cumingii*], ou bien encore, c'est l'écorce entière qui est sclérifiée. C'est ce qui arrive pour *Aextoxicon punctatum* et *Euphorbia racemosa*. Chez quelques espèces, les cellules scléreuses sont remplacées par des fibres. *Toxicodendron globosa* possède des fibres massives et éparses dans l'écorce; *Conceveiba Guyanensis* et *Angostylis longifolia*, contiennent aussi des fibres à large section, mais à membrane peu épaisse. Ces fibres forment de volumineux îlots, dans la première espèce, et un cordon périphérique, dans la seconde.

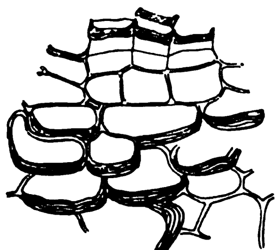


Fig. 4 — *Discocarpus Spruceanus*. Écorce et liège sclérifiés.

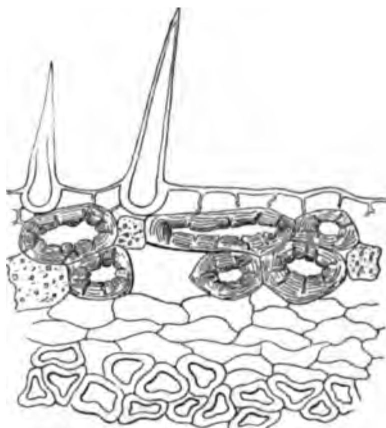


Fig. 5. — *Manniophyton Africanum*. Écorce externe scléreuse.

Les *Cluytia* offrent une écorce parenchymateuse, dont les cellules se résorbent, sous l'épiderme, pour former de grandes poches sécrétrices, dans lesquelles s'accumule une substance de nature résinoïde. Ces lacunes décrites et dessinées par M. Pax (1) dans *Cluytia hirsuta*, ont des caractères tout à fait analogues, ainsi que je m'en suis rendu compte, dans *Cluytia pulchella* et *Cluytia alaternoides*; elles sont toutefois plus petites chez cette dernière espèce. L'écorce se montre exclusivement parenchymateuse et creusée de grandes lacunes, chez les espèces palustres, telles que les *Euphorbia palustris*, *pubescens*, etc.

Elle est enfin, comme la moelle, extrêmement développée

(1) Pax, *loc. cit.*, p. 397, Pl. VI, fig. 5.

chez les Euphorbes cactiformes, où son accroissement se fait, grâce à la division constante des cellules épidermiques.

2. CONTENU CELLULAIRE. — La chlorophylle fait toujours défaut dans le collenchyme; elle est plus ou moins abondante, suivant les cas, dans le parenchyme cortical. Dans le Ricin, elle envahit les rayons médullaires et on la retrouve même au pourtour de la moelle, ce qui n'a rien de bien étonnant, si l'on songe à la faible lignosité de cette plante.

Dans les tiges aphylles, comme cela se produit généralement, les cellules à chlorophylle forment, vers l'extérieur, du tissu en palissade, et, vers l'intérieur, du parenchyme lacuneux. Elles remplacent ainsi le mésophylle foliaire, dans sa fonction assimilatrice (*Pedilanthus aphyllus*, *Calycopeplus paucifolius*).

Mais, bien plus que la chlorophylle, le tannin est répandu dans l'écorce. Il abonde partout, dans le collenchyme comme dans les cellules scléreuses, dans les fibres comme dans le parenchyme, et c'est là un des caractères les plus constants de la famille des Euphorbiacées. L'écorce est partout tellement riche en tannin, qu'elle a, dans la plupart des espèces, comme nous l'avons dit, une teinte brun foncé. Il faut faire exception cependant, pour les *Crozophora*, les *Mercurialis* et les *Euphorbia*, qui n'en contiennent pas. Par contre, l'amidon fait très souvent défaut dans cette partie de la tige, et, à part quelque genres, parmi lesquels nous citerons surtout les *Jatropha*, les *Manihot*, les *Hippomane*, les *Euphorbia*, qui en renferment une assez grande quantité, l'amidon n'entre que pour une faible proportion dans le contenu cellulaire de l'écorce. Chez les genres précédemment nommés, il est toujours à gros grains sphériques ou ovoïdes; dans les autres, on ne le trouve qu'en tout petits grains.

Comme le tannin, l'oxalate de calcium est généralement très abondant dans l'écorce, sauf pourtant chez les Euphorbes, où il fait totalement défaut. Partout ailleurs, on peut le rencontrer, sous forme de macles ou de rhomboèdres isolés. *Les Euphorbiacées ne contiennent jamais de raphides.* Dans

certaines espèces on ne trouve que des macles, dans d'autres, que des cristaux ; ou bien enfin, et ce n'est pas un des cas les moins fréquents, on rencontre à la fois, des cristaux et des macles.

Les cellules oxalifères forment des séries longitudinales. On les observe, disposées au nombre de trois ou quatre, à la suite les unes des autres. Elles affectent quelquefois même, aussi, la disposition en séries radiales. Dans *Pycnocoma macrantha*, par exemple, l'assise génératrice externe donne, en même temps que du liège, un phelloderme dont les cellules, qui contiennent chacune un petit cristal, se suivent, en série, dans le sens du rayon.

Dans les genres *Lepidoturus*, *Alchornea*, *Mallotus*, les cristaux sont particulièrement volumineux (fig. 26) et de même forme que dans la moelle.

Comme les cellules du parenchyme ou du collenchyme, les cellules scléreuses, quand il en existe dans l'écorce, contiennent fréquemment des concrétions calcaires, tantôt seules (*Cyclostemon Cumingii*), tantôt mêlées à du tannin (*Aleurites cordata*, *Aextoxicon punctatum*, etc.).

D'autres substances minérales peuvent encore être rencontrées dans l'écorce de certaines Euphorbiacées et, en particulier, dans celle des Euphorbes qui, nous l'avons dit plus haut, ne contiennent pas d'oxalate de calcium. Ces substances ne préexistent pas dans la cellule, mais se déposent, à la longue, sous l'influence déshydratante de l'alcool.

Hansen (1) et Leitgeb (2), qui les avaient remarquées les premiers, s'étaient mépris sur leur nature. En 1893, M. Belzung (3) a montré leur véritable constitution, et, quel-

(1) Hansen, *Ueber Spharokrystal'e* (Abeit. der bot. Inst. zu Wurzburg, t. III, 1888, p. 93-99). — *Ueber die Bedeutung der... Calciumphosphat Ausscheidungen* (Flora, 1889).

(2) Leitgeb, *Ueber Spharite* (Mittheilungen aus dem bot. Inst. zu Graz., Heft. 2, 1888).

(3) Belzung, *Nature des sphérocristaux des Euphorbes cactiformes* (Journ. de Bot., VII, 1893, p. 221-229 et 261-267).

ques années plus tard, M. Marcel Mirande (1) a donné une méthode microchimique au moyen de laquelle on peut, sinon les déterminer d'une façon certaine, du moins avoir d'utiles indications pour les reconnaître.

Parmi ces substances, les unes se déposent, par une macération prolongée des organes dans l'alcool, en nodules jaunâtres et amorphes, souvent réunis en masses mamelonnées, ou bien en sphérocristaux formés de fines aiguilles, rayonnant autour d'un centre. Celles-ci représentent du malophosphate de calcium.

Les autres forment de beaux cristaux prismatiques, transparents et fortement réfringents, isolés, ou groupés aussi en sphérocristaux. Celles-là sont du malate neutre de calcium.

J'ai reconnu la présence de ces sels, dans les *Euphorbia Canariensis*, *stapelioides*, *Lathyris*, etc., ainsi que dans *Pedilanthus carinatus*.

Bien d'autres substances encore peuvent être rencontrées dans les cellules corticales, suivant les plantes étudiées. Ce sont des résines chez les *Acalypha*, les Manihotées, la plupart des Hippomaninées et les Euphorbiées ; c'est encore un produit résinoïde, sans aucun doute, que l'on trouve dans l'écorce des Crotons, sous la forme d'une substance jaune clair, très réfringente. Elle siège à l'intérieur de cellules glandulaires, un peu plus grandes que celles du parenchyme. Cette substance est insensible à la plupart des réactifs ; mais, bien qu'elle ne fixe pas la teinture d'orcanette, ses propriétés optiques me paraissent davantage la rapprocher des résines, que de tout autre groupe de composés organiques (2).

Ailleurs, chez *Euphorbia splendens* et *cerulescens*, par exemple, on peut caractériser des produits mucilagineux que le vert d'iode ou la fuchsine colorent fortement.

(1) Marcel Mirande, *Contribution à l'étude du malate de calcium et du malophosphate de calcium dans les végétaux* (Journ. de Bot., XII, 1893, p. 59).

(2) M. Pax fait également mention de ces glandes. Leur contenu serait, selon lui, une matière oléagineuse (*loc. cit.*, p. 395).

Chez *Euphorbia splendens* et chez *Hura crepitans*, j'ai eu l'occasion de constater la présence, à l'intérieur de cellules de l'écorce disposées en séries longitudinales, de corps dont j'ignore complètement la nature. Ce sont de gros nodules sphériques, paraissant entourés d'une membrane, et situés chacun au centre d'une cellule. Dans *Euphorbia splendens*, ils sont incolores et la teinture d'orcanette les teinte fortement en rouge; ils renferment donc probablement de la résine, tandis que dans *Hura crepitans*, ils sont bruns et donnent les réactions des composés tannoïdes.

Un grand nombre d'Euphorbiacées contiennent des laticifères dans l'écorce de leur tige. Toutes, ou presque toutes renferment du tannin, dans des tannifères d'aspect variable.

Les laticifères comme les tannifères, peuvent être distribués dans toute l'épaisseur de l'écorce, dans le liber ou dans la moelle; mais, c'est surtout dans la zone péricyclique, qu'ils sont cantonnés. Nous reviendrons, dans le chapitre suivant, sur l'étude de ces appareils.

SYSTÈME LIBÉRO-LIGNEUX

1. Configuration générale. — *Les faisceaux libéro-ligneux sont, de très bonne heure, groupés en un anneau complet entourant la moelle et portent, à l'extérieur, des îlots de sclérenchyme.* C'est là un des caractères les plus constants des Euphorbiacées (1).

Il m'a paru intéressant d'étudier le mode de formation de tout ce système, de l'anneau libéro-ligneux, comme du sclérenchyme externe, pour rechercher surtout l'origine de ce dernier et essayer d'en déterminer la nature. Je me suis adressé, pour cela, à trois genres fort différents : les genres

(1) La disposition est un peu différente, chez les tiges rampantes. Les faisceaux y sont souvent séparés et, au lieu d'être symétriques par rapport à l'axe de la tige, ils sont en symétrie bilatérale, comme les faisceaux d'un pétiole. Cette manière d'être est très manifeste dans *Euphorbia Peplis*. On la retrouve, quoique moins accusée, dans *E. Ægyptiaca, prostrata, Chamæsyce*, etc.).

Euphorbia, *Acalypha* et *Stillingia*, chez lesquels j'ai suivi les transformations du cône végétatif.

2. Développement de l'anneau libéro-ligneux et de son sclérenchyme externe. — Quel que soit le genre considéré, parmi les trois qui viennent d'être cités, le parenchyme du cône végétatif est l'objet d'une différenciation précoce. Il forme deux régions, l'une interne, médullaire, l'autre externe, corticale, séparées par un anneau de petites cellules munies d'un noyau nettement apparent et où s'accumu-

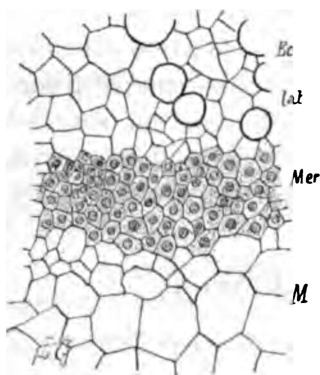


Fig. 6. — *Euphorbia piscatoria*. Cône végétatif. — *Ec*, écorce ; *lat*, laticifères ; *Mer*, méristème formateur des faisceaux libéro-ligneux et des fibres ; *M*, moelle.

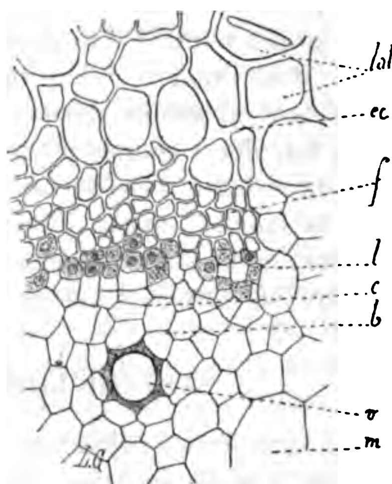


Fig. 7. — *Euphorbia piscatoria*. Un faisceau libéro-ligneux en voie de développement. — *lat*, laticifères; *ec*, parenchyme cortical ; *f*, origine des fibres ; *l*, liber; *c*, cambium; *v*, un vaisseau nouvellement formé; *m*, moelle.

lent des produits résineux (fig. 6). C'est le méristème formateur des faisceaux libéro-ligneux et du sclérenchyme externe.

Il reste un certain temps à cet état, pendant que la moelle et l'écorce se différencient. La dimension de leurs cellules augmente notablement, tandis que leur contenu cellulaire, d'abord résinoïde aussi, comme celui de l'anneau du méristème, diminue et se trouve remplacé, vers l'intérieur de l'écorce, par de la chlorophylle. En même temps, on voit

de gros troncs laticifères se localiser, dans la zone corticale interne, et se charger d'un latex très abondant.

Le méristème des faisceaux libéro-ligneux ne tarde pas à se différencier à son tour, en donnant, vers l'intérieur, et en divers points, un ou deux vaisseaux polygonaux, séparés de la partie externe de l'anneau par trois ou quatre assises de cambium (fig. 7). Aux dépens de cette région externe, le liber se forme ensuite. Dès le début, ses caractères sont ceux du méristème primitif, conservés encore; mais bientôt, les cellules de son bord extérieur se dédoublent plusieurs fois, pour donner, en face des premiers vaisseaux, des îlots parenchymateux, dont les éléments sont à peu près vides, et dont les membranes sont devenues nacrées et très brillantes.

C'est par la sclérose et la lignification de ces îlots, que se produiront les faisceaux de sclérenchyme formant l'enceinte du liber.

Ce sclérenchyme est donc d'origine cambiale. Il représente la partie externe du liber, modifiée dans le but de la formation d'un appareil de soutien.

Dès que les faisceaux primaires sont formés, il naît, entre eux, des faisceaux secondaires en très grand nombre. Ceux-ci, comme les faisceaux primaires, augmentent rapidement le nombre de leurs éléments et, finalement, toute cette partie de la tige se prend en un anneau libéro-ligneux compact, que traversent des rayons médullaires unisériés, souvent à peine distincts. C'est là la structure générale du système libéro-ligneux; ce n'est pas cependant un caractère absolu. Le bois forme toujours, autour de la moelle, un anneau complet de sclérenchyme entremêlé de vaisseaux, et les rayons qui le traversent n'enlèvent rien à son homogénéité, car ils sont formés d'une seule série radiale de cellules sclérifiées aussi. Mais, dans quelques cas, d'ailleurs assez rares, tout en restant compact et entièrement scléreux, le bois est formé de vaisseaux qui, au lieu d'être distribués d'une façon irrégulière parmi les fibres de sclérenchyme,

sont groupés en faisceaux distincts, que séparent de larges rayons scléreux. Quant au liber, il s'écarte alors beaucoup plus de la caractéristique générale. Il n'existe qu'en face des

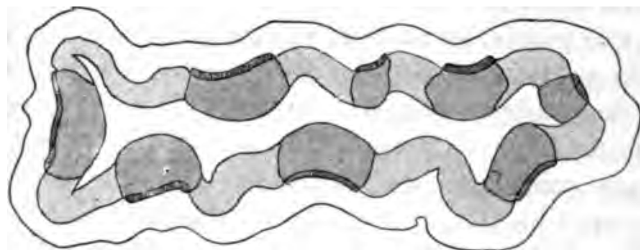


Fig. 8. — *Mercurialis perennis.*

amas vasculaires, où il forme des faisceaux, entre lesquels sont aussi de larges rayons parenchymateux correspondant aux rayons de sclérenchyme du bois.

Si donc l'anneau ligneux demeure intact, malgré la disposition plus régulière de ses éléments, il n'en est pas de même de l'anneau libérien, qui se trouve interrompu par de larges rayons de parenchyme. Cette disposition, assez rare, comme nous le disions tantôt, n'est guère réalisée que chez les *Mercurialis* (fig. 8), les *Seidelia* et les *Adenocline* (fig. 9).

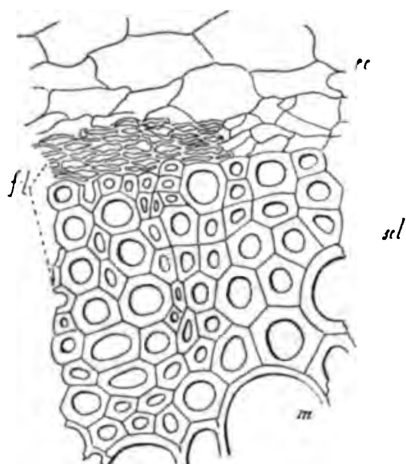


Fig. 9. — *Adenocline pauciflora* var. *sessiliflora*. — *ec*, parenchyme cortical ; *f.l*, un faisceau libéro-ligneux; *scl*, rayon scléreux du bois ; *m*, moelle.

Partout ailleurs, bois et liber ont leurs deux zones concentriques traversées par des rayons unisériés, dont les uns s'étalent en largeur et multiplient leurs cellules, en arrivant à l'extérieur du liber : ce sont les grands rayons; les autres demeurent étroits : ce sont les petits rayons. Les uns

et les autres contiennent très fréquemment du tannin, des macles ou des cristaux d'oxalate de calcium, ce qui en rend l'observation plus facile.

La carnosité des Euphorbes cactiformes entraîne des modifications profondes, dans la structure de leur appareil conducteur. Leurs faisceaux sont séparés, les uns des autres, par de larges rayons médullaires entièrement parenchymateux.

Tels sont les traits principaux du système libéro-ligneux, dont nous allons examiner en détail les diverses parties.

Péricycle.

Chez les Euphorbiacées, nous l'avons déjà dit, et à part de rares exceptions, des îlots plus ou moins volumineux de sclérenchyme sont adossés aux faisceaux libéro-ligneux.

Je me sers, pour désigner ces massifs scléreux, de l'expression de péricycle, bien qu'appliqué ici ce mot ne soit pas très exact. Le péricycle, c'est-à-dire la zone cellulaire située à la périphérie du cylindre central, dans la tige primaire, passe, en effet, en dehors du liber. Or, il s'agit ici d'une tige secondaire chez laquelle le tissu en question est, au contraire, d'origine libérienne ; il est formé, comme on vient de le voir, par la différenciation des cellules externes du liber.

Un fait qui montre également bien l'origine exclusivement libérienne de ce sclérenchyme, c'est que le liber interne, périmédullaire produit souvent aussi, sur ses bords, du tissu scléreux. C'est donc avec quelque raison que les anciens anatomistes donnaient au sclérenchyme périphérique du liber, comme à tout élément siégeant dans les faisceaux libériens, le nom de *liber dur*.

Mais, dans un grand nombre de cas, ce sclérenchyme externe est le seul à se produire. Il est constant chez toutes les Euphorbiacées, tandis que celui qui se forme, en outre, au sein même du liber, ne se montre que dans quelques

genres. Il importe donc de distinguer l'un de l'autre, et, à moins de créer un mot nouveau, j'estime que l'expression de péricycle peut être conservée dans un travail d'anatomie descriptive. Elle a l'avantage d'être courante et d'indiquer de suite la place du tissu dont il s'agit.

M. Pax (1) a, le premier, signalé cette constance du sclérenchyme périphérique, en disant que, pour beaucoup d'Euphorbiacées, *la production du liber dur est limitée à la première année.* Ainsi que je m'en suis rendu compte, ce péricycle — puisque nous avons adopté le terme — n'est bien souvent formé que de fibres. Ce sont de très longs éléments, pouvant atteindre parfois plusieurs millimètres de longueur et groupés en faisceaux adossés contre les faisceaux libéro-ligneux. Le diamètre de ces fibres, l'épaisseur de leur membrane, la forme de leur contour, sont autant de caractères fort variables d'un genre à un autre, quelquefois variables aussi, entre les espèces d'un même genre et pouvant donner, dès lors, d'utiles indications en systématique, et surtout, dans la diagnose des espèces, comme on peut en juger par la figure 10.

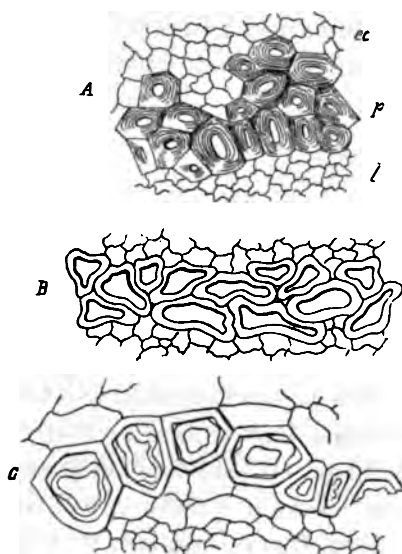


Fig. 10. — Variation des caractères du péricycle, suivant les espèces. — A, *Ditaxis fasciculata*; B, *D. Montevidensis*; C, *D. Neo-Mexicana*; *ec*, parenchyme cortical; *p*, péricycle; *l*, liber.

Chez les Euphorbes, en particulier, les fibres sont polygonales et à contour plus ou moins régulier; leur membrane est de moyenne épaisseur, et délimite une assez grande

(1) Pax, *loc. cit.*, p. 398.

cavité. Cette membrane se laisse diviser en deux parties, l'une interne, cellulosique, l'autre externe lignifiée; elle est, de plus, faiblement ponctuée. Entre deux fibres voisines, les réactifs appropriés mettent en évidence la lamelle mitoyenne, formée de composés pectiques. Ainsi donc : une double membrane cellulosique et lignifiée, membrane toujours peu épaissie ; une grande cavité libre; un contour souvent flexueux; tels sont les caractères des fibres péricycliques des Euphorbes.

Nombreuses sont aussi les plantes, chez lesquelles des cellules scléreuses se mêlent aux fibres. Presque toujours alors, ces sclérites contiennent des cristaux. C'est ce qu'on observe chez les *Drypétinées*, les *Petalodiscus*, les *Savia*, les *Amanoa*, les *Actephila*, et chez plusieurs autres genres qu'il serait trop long d'énumérer. Bien souvent ces cellules scléreuses et les fibres elles-mêmes contiendront du tannin, et ce tannin pourra s'y rencontrer, en même temps que les cristaux. Nous avons signalé ce fait à propos des cellules scléreuses corticales d'*Aleurites cordata*, nous le retrouvons dans le péricycle de cette même espèce. Mais, un caractère bien plus fréquent que la présence de cellules scléreuses, dans le péricycle, et l'existence de cristaux, dans ces cellules scléreuses, c'est la présence, autour de la zone péricyclique, à la limite interne de l'écorce, par conséquent, d'une gaine de cellules, souvent à parois minces, quelquefois à parois internes sclérifiées, dont chacune contient un cristal d'oxalate de calcium. Que le péricycle soit seulement fibreux, ou qu'il soit formé de fibres et de sclérites, cette gaine à cristaux peut être rencontrée à chaque instant, depuis les Andrachninées jusqu'aux Euphorbiées, à l'exclusion cependant de celles-ci, ainsi que des Sténolobées. Nous remarquerons d'ailleurs, bien souvent, la tendance qu'a l'oxalate de calcium, à se localiser autour du sclérenchyme ou à l'intérieur de ce tissu.

Les îlots péricycliques sont parfois tellement nombreux, qu'ils arrivent presque à se toucher, et, pour peu que les

rayons médullaires sclérifient leurs cellules à ce niveau, il se produira un anneau continu de péricycle, véritable manchon entourant le liber (*Savia erythroxyloides*, fig. 11). D'autres fois, c'est dans le sens radial que la sclérose gagnera les tissus de proche en proche, et on obtiendra, dans *Angostylis longifolia*, par exemple, des séries radiales de cellules scléreuses, qui partent du péricycle, et s'avancent dans l'écorce.

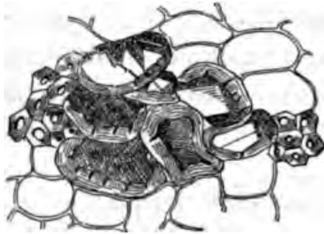


Fig. 11. — *Savia erythroxyloides*. Péricycle formé de fibres et de cellules scléreuses renfermant des cristaux et formant un anneau continu.

Si le péricycle est parfois fort développé, comme nous venons de le dire, il se réduit notablement, chez les tiges charnues, et peut même s'annuler complètement. Dans les tiges de quelques *Jatropha*, non seulement on ne trouve plus d'îlots péricycliques, mais c'est à peine s'il existe quelques fibres les remplaçant, sans doute, dans leur fonction de soutien, et disséminées de-ci, de-là, dans le parenchyme cortical (*Jatropha Curcas*). Chez certaines Euphorbes cactiformes (*E. resinifera*, *E. echinus*), toute trace de sclérenchyme a disparu.

C'est dans la zone péricyclique que sont presque toujours cantonnés les éléments principaux de l'appareil sécréteur, laticifères ou tannifères. On trouve leurs larges orifices entre les îlots scléreux, sur leur pourtour, ou même parmi les fibres et les sclérites.

Liber.

Le liber est toujours délimité en petits faisceaux séparés par des rayons médullaires très étroits, au moins vers l'intérieur. Il est, en règle générale, peu étendu dans le sens radial, et séparé du bois par un cambium extrêmement réduit. Les *Daphniphyllées* ont, cependant, par exception, un liber très développé dans le sens du rayon.

Telle est la configuration générale du liber. Nous allons décrire la structure des faisceaux libériens, et nous étudierons ensuite celle des rayons médullaires.

1. Faisceaux libériens. — La membrane des éléments du liber est d'épaisseur moyenne ; elle est blanche et nacrée. C'est bien le liber collenchymatoïde. Dans quelques cas pourtant, les parois s'épaississent davantage et le liber devient alors vraiment collenchymateux (*Erythrococca*, *Angostylis*, etc.). La jeune tige possède des tubes criblés, portant des cloisons transversales ou obliques munies d'un seul crible (*Securinega ramiflora*, *Adenophædra grandifolia*, fig. 12, A et B) et leur diamètre est à peu près le même que celui des autres éléments du liber.

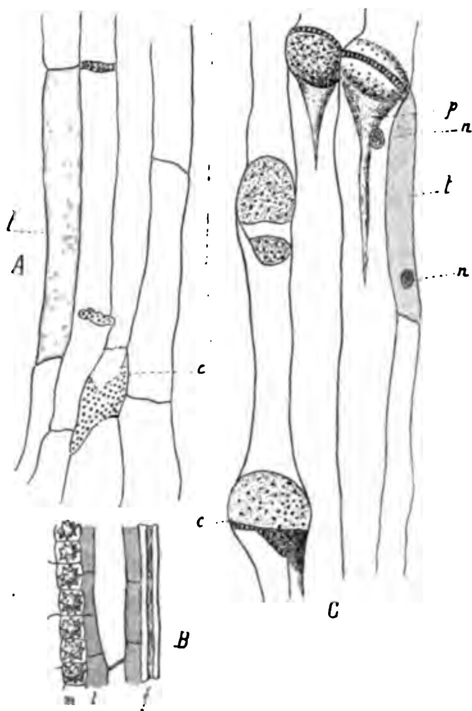


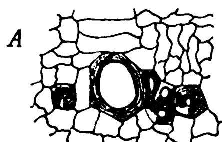
Fig. 12. — Tubes criblés. — A, *Adenophædra grandifolia* ; B, *Securinega ramiflora* ; C, *Bischoffia trifoliata* ; *c*, cribles sectionnés longitudinalement ; *t*, cellules à tannin ; *m*, une série de macles dans le liber ; *f*, fibre péricyclique ; *p*, protoplasme contracté par l'alcool ; *n*, noyau. Quelques cribles sont revêtus de coussinets de callose.

Dans la tige âgée, à côté des tubes à cribles simples, s'en trouvent d'autres, généralement plus larges, fermés par des cloisons plus ou moins obliques et munies de plusieurs cribles. Tels sont les tubes criblés bien connus du Ricin, tels sont encore ceux de *Bischoffia trifoliata* (C) et de plusieurs autres espèces.

Un assez grand nombre de genres sont caractérisés par la présence de sclérenchyme dans le liber. Ce sclérenchyme revèt des formes fort différentes, suivant les plantes étudiées ; mais, un fait digne d'être remarqué, c'est qu'il ne donne pas des réactions identiques à celles du sclérenchyme péricyclique. Les colorants ne se fixent pas sur l'un et sur l'autre de la même façon, et, comme il en est de même pour les éléments scléreux du bois, il est permis d'en déduire que la lignine, qui imprègne ces divers tissus, se trouve à des états différents, dans les uns et dans les autres. La présence du sclérenchyme intralibérien est surtout fréquente chez les Phyllanthoïdées. Les Drypétinées et les Antidesminées en possèdent d'une manière générale et les Andrachninées en renferment bien souvent. Parmi les Phyllanthées il est fréquent aussi chez les genres *Glochidion* et *Securinega*.

En dehors des Phyllanthoïdées, on le retrouvera çà et là, dans quelques genres, chez les *Mallotus* et les *Gelonium*, par exemple.

Ce sclérenchyme est, le plus souvent, disposé en îlots disséminés dans les faisceaux libériens. Rarement il constitue une zone épaisse ; c'est cependant ce qui a lieu chez les *Gelonium*, *Bridelia*, *Cleistanthus*. Il est parfois seulement fibreux (*Bridelia micrantha*, *Savia*, *Amanoa*, *Discocarpus*). Fibreux aussi dans *Securinega durissima*, ses fibres sont beaucoup plus grosses que celles du péricycle (fig. 13). Ailleurs, il est formé de fibres et de cellules scléreuses contenant souvent un gros cristal (*Securinega acidothamnus*, *Aextoxicon*, *Baccaurea*, *Hieronymia*). Dans *Aextoxicon punctatum*, en particulier, les fibres y sont très rares, et les cellules scléreuses, qui le forment presque exclusivement,



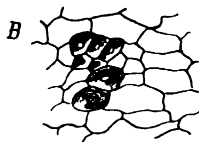


Fig. 13. — *Securinega durissima*. — A, fibres libériennes ; B, fibres péricycliques.

sont cantonnées vers l'extérieur du liber. Chez *Cleistanthus oblongifolia*, il existe plusieurs zones scléreuses alternant avec des zones de parenchyme tannifère, et le sclérenchyme est formé de fibres et de sclérites cristalligènes. Enfin, chez *Bischoffia trifoliata*, ce sont des îlots de fibres énormes, entourés par une gaine de gros cristaux disposés, ici encore, en séries longitudinales (fig. 14).

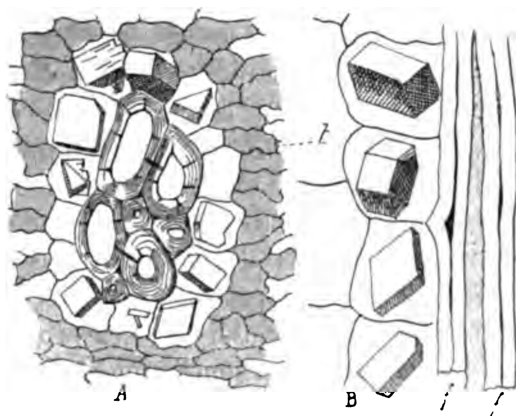


Fig. 14. — *Bischoffia trifoliata.* — A, un faisceau de sclérenchyme libérien, avec entourage de cristaux; B, un côté du faisceau, montrant les cristaux en série longitudinale; *t*, parenchyme tannifère; *f*, fibres.

L'oxalate de calcium y est aussi largement représenté, soit par des cristaux, soit par des macles. Les uns et les autres sont disposés, presque toujours, en séries longitudinales, et dans de petites cellules différenciées résultant de la division, au moyen de cloisons transversales, des longues cellules libériennes. Ces cellules à compartiments cristalligènes, sont évidemment les *Kammerfasern* dont parle Möller (1), à propos de quelques espèces d'Euphorbiacées. Vesque (2) fait également mention de la présence de macles dans le liber des *Bischoffia*. J'ai pu me convaincre que l'existence de l'oxalate de calcium est à peu près générale, dans toute la famille, et que partout il affecte la disposition

(1) Möller, *Anatomie der Baumrinden*, p. 295.
(2) Vesque, *loc. cit.*, p. 41.

signalée plus haut. Il importe cependant de faire exception pour les *Euphorbia*, chez lesquelles on ne trouve pas plus de concrétions calcaires dans le liber que dans les autres régions.

Comme cela a lieu pour l'écorce, on trouve tantôt des macles seules, tantôt des cristaux, ou bien les uns et les autres réunis. Dans tous les cas, cristaux et macles sont de faibles dimensions en général, et plus petits que ceux de l'écorce.

Je signalerai pourtant trois genres de Mercurialinées, les genres *Claoxylon*, *Micrococca* et *Erythrococca*, chez lesquels les cristaux ont une dimension et une forme peu communes. Ce sont de longs prismes, tronqués parfois à leurs extrémités, dérivant comme toujours du système rhombique, disposés ici aussi en séries longitudinales, et remplissant entièrement les cellules du parenchyme libérien (fig. 15). On a vu enfin, que l'oxalate de calcium existe fréquemment dans les sclérites du sclérenchyme libérien, et qu'il en entoure parfois les îlots fibreux (*Bischoffia*, fig. 14).


Fig. 15. — *Claoxylon affine*. Cristaux dans le liber.

Ici, comme dans l'écorce et dans le péricycle, il a donc tendance à se localiser à l'intérieur ou autour du sclérenchyme. C'est encore là une caractéristique des Euphorbiacées.

Le tannin, dont la présence est à peu constante dans le liber, se trouve souvent contenu dans de longues cellules, tantôt isolées, tantôt disposées à la suite les unes des autres, dans le sens de l'axe de la tige. En outre de ces tannifères, le liber renferme dans quelques genres des lacticifères qui peuvent être articulés ou inarticulés.

2. Rayons médullaires. — Les rayons peuvent manquer parfois de netteté et il est assez difficile de les apercevoir. Mais, d'une manière générale, les préparations sont assez

lisibles à ce point de vue, surtout lorsque ces rayons contiennent du tannin ou de l'oxalate de calcium, ce qui est un cas des plus fréquents. On peut alors les suivre, depuis la limite interne du bois, jusqu'à l'extérieur du liber, et s'assurer de leur continuité, sur tout ce parcours. Ils sont bien souvent, dans ce trajet, formés d'une seule série de cellules, devenant plus larges vers le péricycle; mais ils peuvent pourtant, dans la zone péricyclique, comprendre aussi plusieurs séries cellulaires.

Quelquefois, ils ne possèdent que des macles ou de petits cristaux rhomboédriques d'oxalate de calcium, se suivant d'une façon plus ou moins régulière, d'une cellule à l'autre, ce qui ne les empêche pas de former des séries longitudinales, comme dans les faisceaux libériens. Souvent aussi, ils ne renferment que du tannin, qui, contenu comme l'oxalate dans des cellules sériées dans le sens de l'axe, leur donne une teinte brune ou rouge-orangé. Ces cellules sont toujours longues, dans ce cas, et leurs chaînes constituent, comme celle de l'écorce et du liber, des tannifères sur l'étude desquels nous aurons à revenir. Il n'est pas rare non plus d'y rencontrer à la fois du tannin et de l'oxalate de calcium.

En outre de ces rayons médullaires, de ces grands rayons comme on les appelle encore, il existe, presque toujours, des petits rayons à l'intérieur des faisceaux. Ceux-ci sont très étroits et formés d'un bord à l'autre du liber, d'une seule série de cellules oxalifères.

La plupart des Phyllantoïdées, des Crozophorinées, des Mercurialinées et des Crotonées montrent très bien ces caractères. Les Bridéliées ne possèdent que de grands rayons tannifères, sans petits rayons, mais par contre les Daphniphyllées, les *Angostylis* n'ont que des rayons oxalifères fort étroits, dans un liber très étendu dans le sens radial.

Aetoxicon punctatum et les Antidesminées en général montrent de petits rayons unisériés munis de cristaux (fig. 16) et de grands rayons qui, près du péricycle, où ils sont notablement élargis, portent, en leur milieu, des

cellules scléreuses oxalifères, et, de chaque côté, des cellules à tannin.

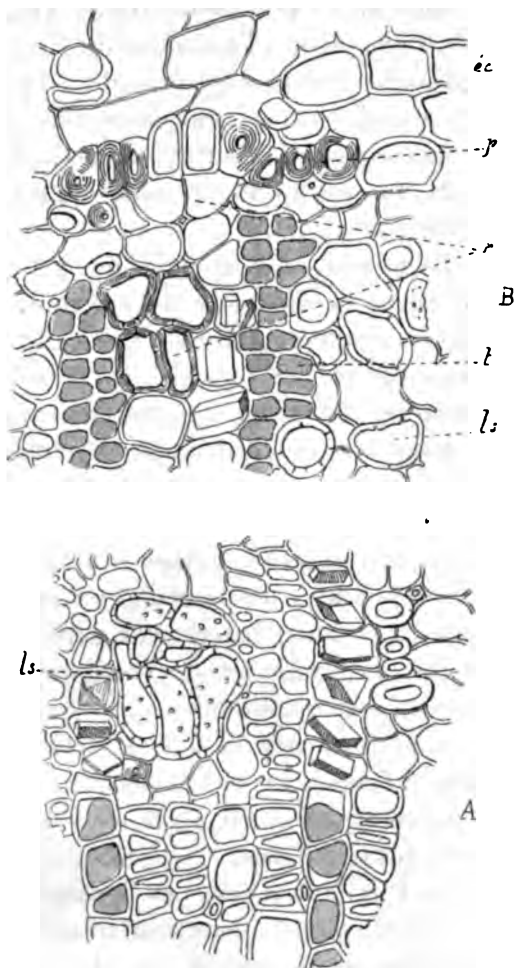


Fig. 16. — *Aextoxicon punctatum*. — A, zone interne du liber, montrant de petits rayons, avec cristaux unisériés. Les rayons du bois auxquels ils font suite contiennent du tannin ; B, partie externe du liber : *r*, un grand rayon médullaire fortement élargi au voisinage du péricycle. Il renferme des cellules scléreuses et des cristaux et est entouré, de part et d'autre, d'une double rangée de cellules à tannin *t* ; *éc*, écorce ; *p*, péricycle ; *ls*, sclérenchyme libérien.

Toutes ces espèces peuvent être, en somme, rangées autour d'un même type, dont elles diffèrent très peu, on le voit.

Certains (*Mercurialis*, *Seidelia*, *Adenocline*) se distinguent, pourtant, nettement des autres Euphorbiacées par leurs larges rayons parenchymateux. Il était utile de le rappeler ici encore.

Bois.

Le bois forme toujours un anneau complet. Des rayons médullaires scléreux traversent cet anneau. Ils renferment très fréquemment du tannin, comme ceux du liber, plus rarement des cristaux d'oxalate de calcium.

A la coupe transversale vaisseaux et fibres se confondent indistinctement dans l'anneau ligneux.

Quelques espèces présentent pourtant certaines particularités intéressantes à signaler.

Le bois dur et très compact des *Amanoa* est composé de petites fibres, parmi lesquelles sont disséminés de larges vaisseaux. Larges aussi, chez les *Bridelia*, les vaisseaux s'y trouvent réunis en groupes bien distincts.

Dans *Plukenetia scandens* et *Dalechampia micrantha*, ils sont disposés en séries radiales alternant avec de grands faisceaux de sclérenchyme (fig. 21).

Les *Mercurialis*, *Seidelia*, *Adenocline* possèdent, comme nous l'avons déjà dit, des faisceaux libéro-ligneux assez distants les uns des autres et séparés par de larges rayons composés exclusivement de fibres, dans la zone ligneuse.

La dureté, la densité du bois sont assez variables d'un type à un autre. Avec ses grosses fibres nombreuses et serrées, *Securinega durissima* mérite bien son nom. Les *Savia*, les *Amanoa* présentent des caractères analogues. Les fibres y sont toutefois plus petites, mais toujours à lumen punctiforme. Les Daphniphyllées sont au contraire remarquables par leurs fibres aussi grandes que leurs vaisseaux.

Le sclérenchyme du bois qui contribue, dans une large mesure, au soutien de la tige, peut manquer parfois. C'est le cas des Euphorbes cactiformes, dont la tige est tellement épaisse que ce rôle de soutien n'a plus sa raison d'être.

Si les cristaux abondent, comme nous l'avons montré, dans l'écorce et le liber, ils se trouvent fréquemment aussi dans le bois. On peut constater leur présence dans toutes les parties du sclérenchyme; mais, ils siègent de préférence vers le liber et vers la moelle, sur les bords de l'anneau ligneux, par conséquent. Remarquons que ce sont toujours de petits cristaux isolés qu'on y rencontre, jamais des macles. Ces cristaux sont logés dans de petites cellules situées à l'intérieur des fibres, et séparées, les unes des autres, par de minces cloisons transversales (fig. 17). Ils ont donc ici la même disposition que dans le liber. Ces fibres cristalligènes sont remarquablement nettes et nombreuses dans les Crotons et les *Argyrothamnia*.

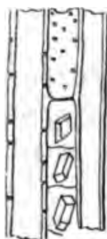


Fig. 17. — *Croton Cascarilla*. Fibres du bois renfermant de petites cellules cristalligènes superposées.

On est frappé, en étudiant les Euphorbiacées, de l'abondance du tannin ou des résines localisés dans les fibres et les vaisseaux du bois. M. Pax (1) a signalé la présence du latex dans les vaisseaux ligneux des *Euphorbia*, des *Croton*, des *Omphalea*. Il serait beaucoup trop long d'énumérer toutes les plantes, dans les vaisseaux desquelles j'ai rencontré soit de la résine, soit du tannin ; mais, si l'on veut se faire une idée de la quantité de tannin qui peut être emmagasinée dans les grands vaisseaux du bois, je signalerai comme d'excellents exemples : *Bischoffia trifiolata*, *Julocroton Montevidensis*, *Adenophædra grandifolia*.

LIBER INTERNE

Un certain nombre d'Euphorbiacées possèdent un liber interne; les Phyllanthoïdées pourtant et les Sténolobées en sont toujours dépourvues. Ce fait a été, pour la première

(1) Pax, *loc. cit.*, p. 399.

fois, énoncé par M. Pax (1). Parmi celles qui en possèdent, quelques-unes ont été signalées depuis longtemps.

Pettersen (2) citait, comme un fait isolé dans la famille, la présence du liber interne chez les *Croton Cascarilla* et *ciliatus*.

Vesque (3) mentionne, au même titre, les *Croton punctatum* et *Tiglium*.

M. Pax a montré que la présence du liber interne n'était pas aussi rare, et la reconnaît à divers degrés de développement, dans les Euphorbiées, Acalyphées, Hippomanées. Dalechampiées, Crotonées (4) et dans les genres *Alchornea*, *Aleurites*, *Mallotus*.

Il y a signalé, chez les Crotonées, les *Mallotus*, les *Aleurites* et les *Alchornea*, l'existence de tubes criblés parfaitement caractérisés, ainsi que de fibres scléreuses qu'il a observées dans le genre *Alchornea* seulement.

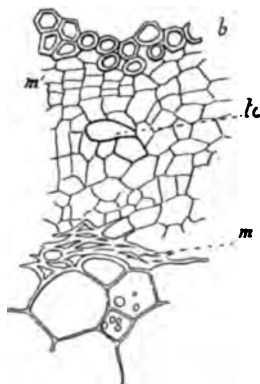


Fig. 18. — *Croton Cascarilla*. Liber interne. — *b*, bois; *m'*, méristème formateur du liber; *tc*, tubes criblés; *m*, moelle comprimée par le développement centripète du liber.

Mes propres observations me conduisent à assigner, à cet appareil, les caractères suivants :

Le liber interne se développe aux dépens de quelques cellules génératrices situées contre le bois, en face des faisceaux libéro-ligneux. La différenciation a lieu, de proche en proche, dans le sens du rayon, du bois vers le centre de la moelle [*Croton Cascarilla* (fig. 18), *Croton macrobothrys*]. Il s'étend ainsi à divers degrés, suivant les espèces, mais ne s'avance jamais beaucoup

(1) Pax, *loc. cit.*, p. 400.

(2) Pettersen, *Über das Austreten bicollateraler Gefässbundel in verschiedenen Pflanzenfamilien and über den werth derselben für die Systematik* (Bot. Jahrb., III, p. 359).

(3) Vesque, *loc. cit.*, p. 63.

(4) Il s'agit ici des tribus de Müller (in *Prodr.*, t. XV, 12).

dans la moelle, même quand il atteint son maximum de développement. Il forme généralement de petits faisceaux entre lesquels naissent successivement des faisceaux nouveaux.

Au point de vue de son développement, on peut le rapporter à quatre types principaux :

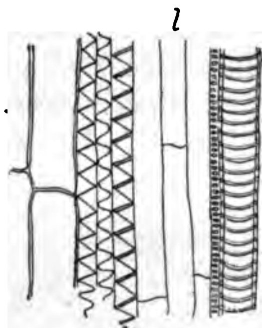


Fig. 19. — *Seidelia triandra.* Liber intraligneux *l.*

1° Type *Euphorbia.* — Ce liber est formé de longues cellules, à parois nacrées et brillantes, comme celles du liber externe, mais, sans autre différenciation ; sans aucune espèce de crible, par conséquent (fig. 19). C'est le liber *cambiforme* de M. Pax.

Je l'ai caractérisé sous cette forme, chez les Manihotées, ainsi que dans les genres *Adenocline*, *Seidelia*, *Neoboutonia*, *Crozophora*, *Ditaxis*, *Angostylis*, *Galearia*, *Sebastiana*, *Hura*, *Euphorbia*, *Anthostema*, et dans *Mallotus ricinoides*.

Il est presque toujours réduit à quelques cellules bordant la moelle, ou s'insinuant, plus ou moins, à l'intérieur du bois ; il devient alors intraligneux (*Adenocline*, *Seidelia*, fig. 19).

Dans *Ditaxis Neo-Mexicana*, on le trouve, en rudiments, contre certains faisceaux du bois seulement. Enfin, ses cellules sont souvent remplies de produits résineux (*Hura*, *Euphorbia*).

2° Type *Tragia Okanyua.* — Les cellules ont la même forme que précédemment, mais certaines de leurs parois transversales deviennent poreuses, en même temps que plus épaisses et plus réfringentes. Ce sont des rudiments de cribles. Tel est le liber des *Tragia*, *Plukenetia*, *Dalechampia*, *Cephaiocroton*, de *Mallotus Moritzianus*, des *Pera* et des *Ricinus*. Chez ces derniers, il est entouré de sclérenchyme.

Ce liber forme, en face des faisceaux libéro-ligneux, de

petits îlots, tantôt plus ou moins inclus dans le bois, comme dans *Tragia Okanyua* (fig. 20), tantôt, au contraire, indé-

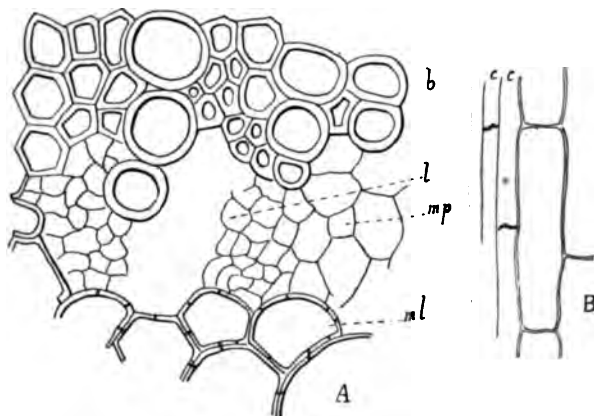


Fig. 20. — *Tragia Okanyua.* — A, un faisceau de liber interne *l*, dont la partie centrale est déchirée ; *b*, bois ; *mp*, moelle périphérique parenchymateuse ; *ml*, moelle centrale lignifiée ; B, cellules avec rudiments de cribles *c*.

pendants. Dans *Plukenetia scandens* et *Dalechampia micrantha*, leur disposition en face des séries radiales des vaisseaux du bois est des plus caractéristiques (fig. 21).

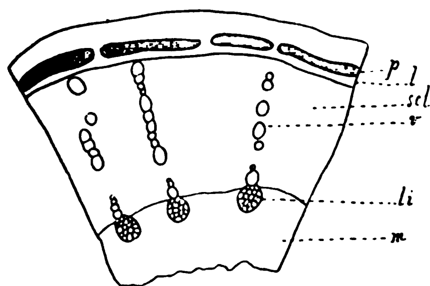


Fig. 21. — *Dalechampia micrantha.* — *p*, péricycle ; *l*, liber ; *v*, vaisseaux en séries radiales ; *scl*, sclérenchyme ; *li*, liber interne ; *m*, moelle.

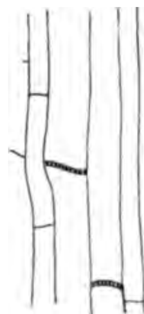


Fig. 22. — *Croton Cascarilla*. Tubes criblés du liber interne.

3° Type *Croton*. — Le liber, disposé en faisceaux plus étendus que dans les types précédents, possède de vrais tubes criblés. Ces tubes sont munis de cribles simples,

c'est-à-dire, que leurs cloisons transversales ne portent jamais qu'un seul crible (fig. 22).

La plupart des crotonées : *Croton*, *Julocroton*, *Crotonopsis*, sont dans ce cas.

4° Type *Lepidoturus laxiflorus*. — C'est le liber des Crotons, avec des tubes souvent plus volumineux, des cribles quelquefois obliques et une enceinte de sclérenchyme fibreux vers la moelle (fig. 23).

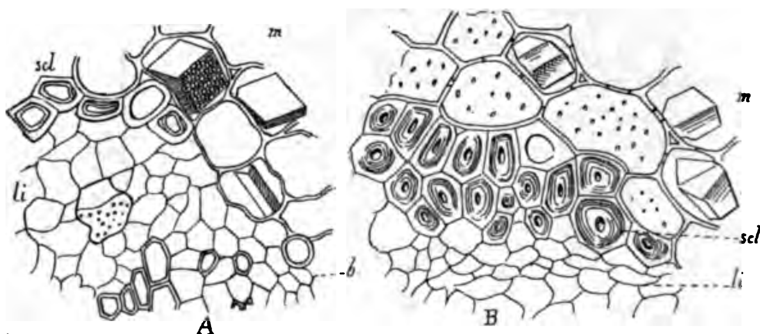


Fig. 23. — A, *Lepidoturus laxiflorus*; *li*, liber interne montrant un gros tube criblé à sa partie centrale. Il est entouré par des fibres de sclérenchyme *scl*, et par des cellules médullaires, à gros cristaux *m*; *b*, bois. — B, *Mallotus subulatus*. Même disposition.

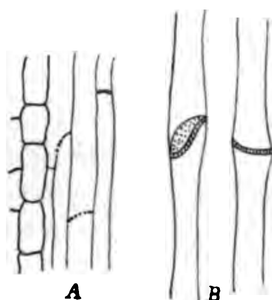


Fig. 24. — Tubes criblés du liber interne. — A, *Alchornea cordata*; B, *Eremocarpus setigerus*.

On le rencontre dans les genres *Alchornea*, *Lepidoturus*, dans *Mallotus subulatus*, chez certaines Mercurialinées, par conséquent, ainsi que chez *Eremocarpus setigerus*, où les tubes criblés sont particulièrement larges (fig. 24), et où le sclérenchyme est formé de fibres et de cellules scléreuses. Le liber interne contient souvent des cristaux ou des macles, tout comme le liber externe. Il peut comme celui-ci renfermer de l'oxalate de calcium, ou être enveloppé par une gaine de gros cristaux (fig. 23).

Il renferme aussi, tout au moins, lorsqu'il est suffisam-

ment évolué, des tannifères ou des laticifères. Les uns et les autres, bien souvent, forment sur son bord interne, un cordon le séparant de la moelle et occupant, dès lors, une situation analogue à celle qu'ils occupent dans le liber externe (*Croton macrobothrys* et *nitrariæfolius*).

Chez les plantes où il réalise le même type, le liber interne peut, suivant l'espèce considérée, s'étendre plus ou moins dans la moelle et prendre ainsi une importance fonctionnelle plus ou moins grande.

Cet accroissement se fait toujours au détriment du liber externe, qui se réduit en même temps. Il y a là une sorte d'équilibre, un balancement organique que quelques espèces montrent très bien. Ainsi, dans *Eremocarpus setigerus*, qui est une des Crotonées, chez lesquelles le liber interne a pris le plus d'importance, le liber externe est manifestement plus réduit que chez les autres plantes de la même tribu. Quelque chose d'analogue se produit pour *Pera ferruginea* ; tandis que, dans *Pera tomentosa*, le liber interne étant fort peu différencié, le liber externe se développe au contraire beaucoup.

Et si, maintenant, tenant compte des considérations qui précèdent, nous nous reportons aux grandes divisions de la famille, pour y chercher la répartition du liber interne, nous arriverons à cette conclusion, à l'appui de celle de M. Pax, que les Sténolobées et les Phyllanthoïdées ne possèdent pas de liber interne ; mais que parmi les Crotonoïdées, nombreuses sont en somme celles qui en sont pourvues, quoiqu'en aient pensé les auteurs ayant étudié les Euphorbiacées, à ce point de vue.

Remarquons enfin que, chez les plantes à liber interne, le degré de développement de cet appareil est fort variable d'un genre à l'autre, très variable aussi entre les espèces d'un même genre. On a vu, en effet, que *Mallotus ricinoides* par exemple possède un liber du premier type, tandis qu'il est du second dans *M. Moritzianus* et du quatrième dans *M. subulatus*.

MOELLE

La moelle persiste d'une manière générale, même chez des tiges âgées. Il ne se forme donc pas, à ma connaissance du moins, du bois dur au centre de la tige.

La structure est fort variable, et rien ne serait plus difficile que d'assigner, à un groupe quelconque, des caractères définis, à ce point de vue.

Toutefois, les cas où la moelle est sclérifiée, en tout ou en partie, sont de beaucoup les plus fréquents. Les Phyllanthoïdées et, parmi elles, les Andrachninées, en particulier, sont à signaler, pour leur moelle bien souvent scléreuse. *Croton lucidus* offre, au centre de la moelle, des sclérites à parois tellement épaisses que leur cavité est réduite à un petit lumen, d'où partent de nombreux canalicules. Ces cellules scléreuses entourent de grands éléments, à parois minces, renfermant un ou plusieurs gros cristaux (fig. 25). Mais, nulle part, peut-être, je n'ai rencontré des cellules scléreuses aussi volumineuses que dans la moelle d'*Euphorbia amygdaloides*.



Fig. 25. — *Croton lucidus*. Moelle scléreuse.

D'ailleurs, presque toujours, alors même que les parois cellulaires sont minces, elles se montrent lignifiées et fortement ponctuées, et se laissent colorer par tous les réactifs appropriés. Chez les espèces palustres, la moelle est toujours formée de cellules à parois minces, laissant entre elles de grandes lacunes (*Euphorbia palustris*).

La moelle renferme fréquemment des macles ou des cristaux, disposés comme dans les autres régions de la tige, en séries longitudinales. C'est, bien souvent, dans des cellules

différenciées, plus petites que les autres, que l'oxalate de calcium cristallise. Dans les Mercuriales, ces théories de petites cellules sont très remarquables à côté des grandes cellules médullaires. M. Pax (1) en fait mention à propos de *Mercurialis perennis*. Je les ai retrouvées, non seulement dans toutes les Mercuriales que j'ai examinées (*M. perennis*, *annua*, *tomentosa*, *elliptica*), mais encore chez plusieurs autres genres (*Trewia*, *Mallotus*, *Lepidoturus*, etc.). Certaines espèces possèdent des concrétions calcaires volumineuses et de formes très diverses. Dans *Crozophora verbascifolia* ce sont de gros prismes tronqués, à côté de macles

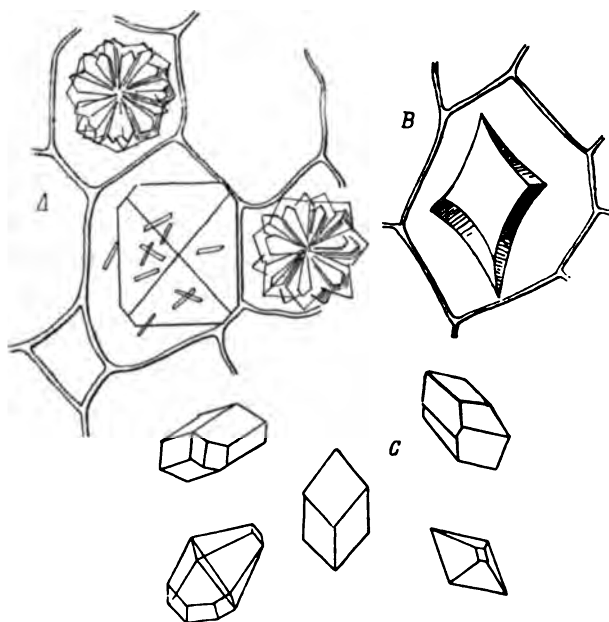


Fig. 26. — Diverses formes de cristaux de la moelle. — A, *Crozophora verbascifolia*; B, *Trewia nudiflora*; C, *Alchornea ilicifolia*.

massives (fig. 26, A). Ce sont des losanges à arêtes concaves dans *Trewia nudiflora* (B), des prismes ou des pyramides clivés de différentes façons, dans *Alchornea ilicifolia* (C).

(1) Pax, *loc. cit.*, p. 403.

Le malate et le malophosphate de calcium déjà rencontrés dans l'écorce, peuvent être retrouvés dans la moelle. Les *Euphorbia amygdaloides*, *serrata*, *Monteiri* contiennent des masses réfringentes, qui sont, sans doute, du malophosphate de calcium. Ce sel se retrouve, sous forme de petits nodules ou de sphéro-cristaux hérissés de fines aiguilles, dans la moelle d'*Euphorbia Characias*, de *Phyllanthus Niruri*, de *Stillingia sebifera*.

Euphorbia amygdaloides contiennent aussi des sphéro-cristaux volumineux et, dans d'autres régions de là moelle, des prismes agglomérés de malate neutre de calcium.

Quand la moelle renferme de l'amidon, c'est souvent à la périphérie qu'il se trouve localisé (Jatrophées, *Hura*, *Euphorbia*). Parfois aussi l'amidon envahit toute l'étendue de la moelle (*Erythrococca*). Quelquefois elle contient de la résine, très souvent du tannin qui remplit entièrement les cellules. Chez les *Breynia*, par exemple, c'est dans cette partie de la tige que le tannin se localise de préférence. Lorsque la moelle renferme du tannin, on peut toujours distinguer des séries longitudinales de cellules qui en sont remplies, et dont les parois transversales se résorbent parfois, pour former des sortes de canaux.

Il sera question plus loin de ces appareils, comme des laticifères médullaires dont la présence est aussi fréquente dans la tige.

CLADODES DES PHYLLANTHUS. — Certains traits de la structure de la tige, tels qu'ils viennent d'être décrits, se retrouvent aussi dans les rameaux aplatis, remplaçant les feuilles de quelques *Phyllanthus* (sect. *Xylophylla*).

Le bois forme encore, au centre de l'organe, un anneau complet, mais il est entouré par un liber à faisceaux séparés et par des îlots fibreux assez éloignés du péricycle. Des îlots analogues sont disséminés, sous les deux épidermes du cladode, dont ils augmentent la rigidité.

ANATOMIE DE LA FEUILLE

PÉTIOLE

Le pétiole qui fait défaut chez certaines Euphorbiacées et qui, chez les autres, peut avoir tous les degrés de longueur, est aussi extrêmement variable dans sa structure anatomique, et on ne peut guère lui assigner une caractéristique générale.

Fréquemment revêtu de poils, comme la tige et le limbe, poils dont l'étude sera faite seulement à propos de ce dernier organe, il est constamment, à de rares exceptions près (*Euphorbia*), entouré d'un collenchyme épais, dont les caractères, comme ceux de ses divers parenchymes, sont analogues à ceux qui ont été décrits pour la tige.

Il peut renfermer sous son épiderme de grosses glandes à oléorésine, que nous retrouverons dans le limbe, chez le Ricin et chez certains Crotons.

Dans *Hura crepitans*, l'assise corticale sous-épidermique est remarquable par sa richesse en rhomboèdres d'oxalate de calcium.

Son système libéro-ligneux revêt toutes les formes depuis l'anneau fermé, jusqu'au faisceau conducteur unique.

C'est un anneau, dans *Macaranga digyna* qui porte, de plus, deux petits faisceaux symétriquement disposés, l'un par rapport à l'autre, dans son tissu médullaire (fig. 27, *1*). La disposition est à peu près la même dans *Conceveiba Guyanensis*, mais l'anneau est légèrement ouvert, à la partie supérieure (*2*). Il en est de même dans *Mallotus ericocarpus* et *Alchorneopsis floribunda* (*3* et *4*). Chez *Crozophora obliqua*, l'arc libéro-ligneux est plus largement ouvert (*5*). Ailleurs le système conducteur se réduit à un petit arc qui est simple

(*Euphorbia Peplis*, *Breynia rubra*) (*6*), ou surmonté de deux petits faisceaux (*Leptonema venosum*) (*7*). Chez *Dalechampia Capensis*, les faisceaux, assez nombreux, sont disposés en un cycle régulier, mais séparés les uns des autres (*8*).

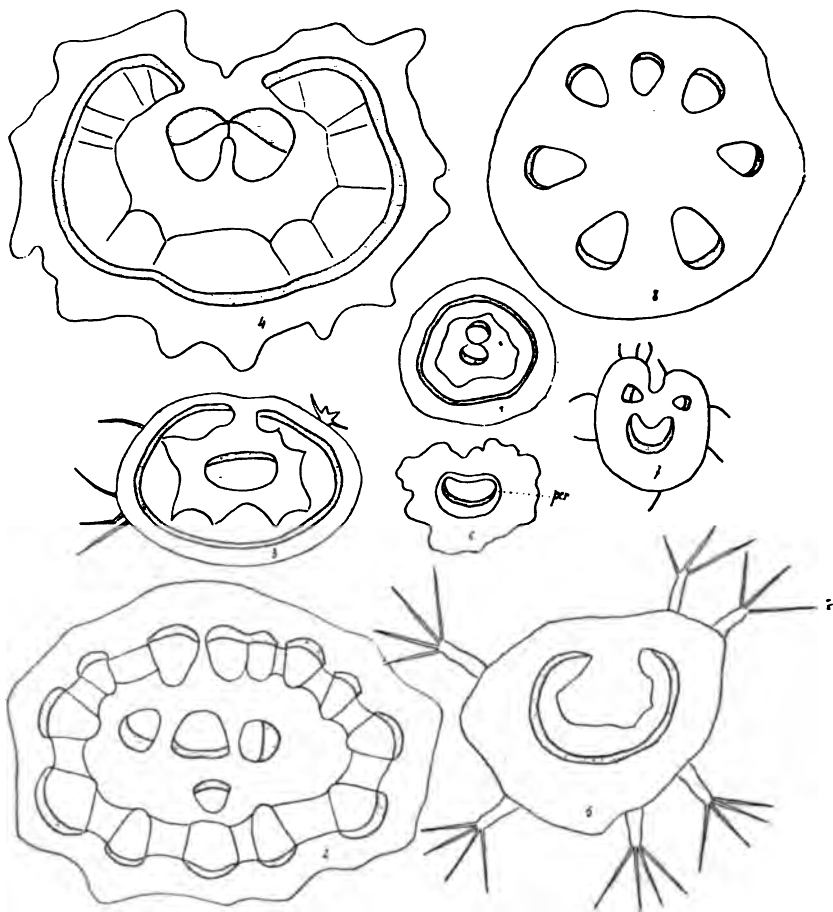


Fig. 27. — Pétiole. G = 50.

Le péricycle, généralement réduit à quelques fibres, formant une chaîne plus ou moins continue, autour du liber, est quelquefois aussi collenchymateux (*Breynia rubra*). Il fait complètement défaut chez les *Euphorbia*; mais il est, par contre, fort développé dans *Manihot Carthaginensis*

fig. 28) où il est seul à assurer le soutien d'un pétiole très long. Dans cette espèce, les faisceaux ligneux sont en effet

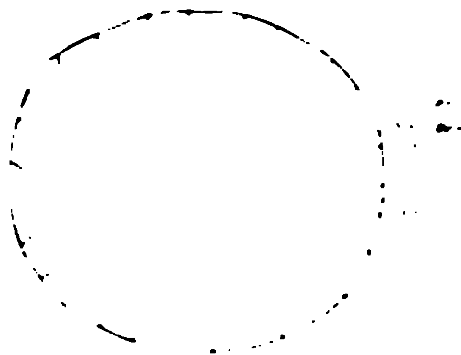


Fig. 29. — [illegible] écorce; pe, péricycle, [illegible]

réduits à leurs vaisseaux, tout sclérenchyme en ayant disparu; mais, en revanche le péricycle s'est étendu dans



Fig. [illegible] — [illegible] vasculaires dans la partie centrale [illegible]

l'écorce, dont il occupe les deux tiers, sous la forme d'un épais manchon fibreux.

Le liber interne, quand il existe dans la tige, se retrouve

presque toujours dans le pétiole, à la condition, toutefois, que ce soit un liber assez développé, du type *Croton*, ou du type *Lepidoturus laxiflorus*. Dans ce cas, il a tous les caractères du liber de la tige, bien qu'il soit, en général, un peu plus réduit. On y reconnaît pourtant les mêmes éléments histologiques, tubes criblés, macles ou laticifères.

Les *Hieronymia* montrent une tendance à la production de liber ou de tissu ligneux surnuméraires, au centre de leur moelle. Ces formations paraissent résulter de la division des grandes cellules médullaires comme on peut en juger par la figure 29. Dans le pétiole d'*Hieronymia alchornoides*, c'est un faisceau libéro-ligneux rudimentaire qui prend naissance. Ce sont simplement des fibres ou des petits vaisseaux, chez *H. oblonga*.

Les laticifères enfin et les tannifères ont, dans le pétiole, une position analogue à celle qu'ils occupent dans la tige.

LIMBE

Pour rendre plus claire l'étude du limbe foliaire, nous nous occuperons, successivement, de la nervure, de l'épiderme et des poils, et enfin du mésophylle.

Nervure.

Sous l'épiderme des nervures principales, épiderme à qui ses parois généralement toutes épaisses donnent un aspect collenchymateux, on peut apercevoir, chez les Ricins et les *Croton*, ces glandes volumineuses à oléorésine, que nous venons de signaler, dans le pétiole de ces plantes et que nous rencontrerons plus nombreuses encore dans le mésophylle.

La région qui s'étend depuis les deux épidermes jusqu'au système libéro-ligneux est, selon les cas, plus ou moins collenchymateuse, soit seulement dans sa partie externe (*Acalypha Gissefiana*), soit, plus rarement, dans toute son

étendue. Mais, d'une manière générale, elle renferme du tannin et de l'oxalate de calcium, et tient en cela des caractères de l'écorce de la tige. Les Phyllanthoïdées sont particulièrement remarquables par leur richesse en tannin, dans cette partie de la feuille. Quelques espèces — fort peu nombreuses, il faut le remarquer — contiennent du sclérenchyme dans cette région; les *Cyclostemon*, en particulier, possèdent de grosses fibres épaisses (fig. 30).

Le mode de groupement des faisceaux libéro-ligneux présente autant d'inconstance dans la nervure que dans le pétiole. Tantôt, les faisceaux forment un anneau complet, tantôt un arc inférieur et un arc supérieur plus petit et renversé sur le premier (fig. 31, A), tantôt enfin, un seul arc

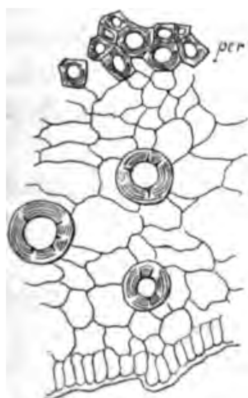


Fig. 30. — *Cyclostemon Indicum.* Nervure. Côté inférieur, avec grosses fibres dans le parenchyme. — *per*, péricycle.

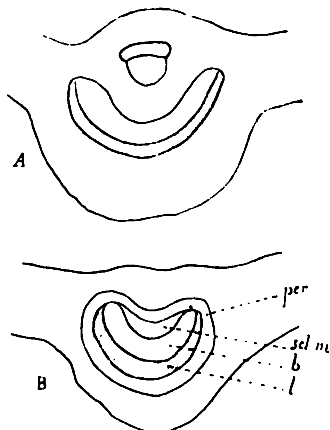


Fig. 31. — A, *Acalypha Gissefiana*; B, *Savia sessiliflora*. Nervure. — *per*, péricycle; *scl.m*, sclérenchyme médullaire; *b*, bois; *l*, liber.

ouvert du côté supérieur (B). Ces trois cas sont les plus fréquents. Quelquefois aussi, les faisceaux sont groupés d'une façon irrégulière, les uns au-dessus des autres. Nous ne croyons pas devoir insister davantage sur les multiples dispositions que peut présenter le système libéro-ligneux, dans la nervure foliaire.

Quel que soit d'ailleurs leur mode de groupement, les

faisceaux libéro-ligneux sont entourés d'un péricycle qui peut former, autour d'eux, une ceinture complète (fig. 31, B), ou se réduire à un arc, qui les borde seulement du côté inférieur.

On retrouve pour le péricycle des nervures ce caractère sur lequel nous avons insisté à propos de la tige, à savoir qu'il est bien souvent entouré, à son tour, d'une gaine de cristaux. Cette gaine ne fait presque jamais défaut chez les Drypétinées. Ce péricycle est sclérenchymateux dans la plupart des cas; c'est alors un cordon de fibres plus ou moins épais, plus ou moins dense. Mais les fibres peuvent y être remplacées par du collenchyme, chez plusieurs Phyllanthinées, notamment: *Breynia* (fig. 32), *Glochidion*, *Securinega*.

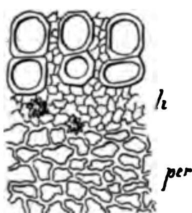


Fig. 32. — *Breynia rubra*. Partie inférieure d'un faisceau libéro-ligneux de la nervure. — *li*, liber; *per*, péricycle collenchymateux.

Les Euphorbiées sont complètement dépourvues de péricycle, sauf pourtant les *Anthostema*.

Le liber, qui est généralement collenchymatoïde, dans la tige, peut devenir collenchymateux dans la feuille. C'est un fait que l'on constate souvent chez les Crotons.

Il est divisé, comme dans la tige aussi, en petits faisceaux au moyen de rayons unisériés renfermant du tannin et des macles d'oxalate de calcium. Ces faisceaux s'aperçoivent très bien chez les Drypétinées, mais ne sont pas toujours aussi nets, dans les autres groupes.

Glochidion lucidum possède un liber tout à fait anormal, formé de très grands éléments où s'emmagasine le tannin (fig. 33).

Il n'est pas rare de trouver du tannin ou des résines, dans les vaisseaux de la feuille, comme dans ceux de la tige. J'ai rencontré du tannin en abondance dans le bois d'*Hasskarlia didymostemon*, pour ne citer que cette espèce.

Chez un grand nombre de plantes, le tissu médullaire compris à l'intérieur de l'anneau libéro-ligneux, ou au-

dessus de l'arc, quand le système conducteur est sous cette forme, ce tissu médullaire, disons-nous, est sclérifié. Il possède de grandes cellules scléreuses ramifiées, chez

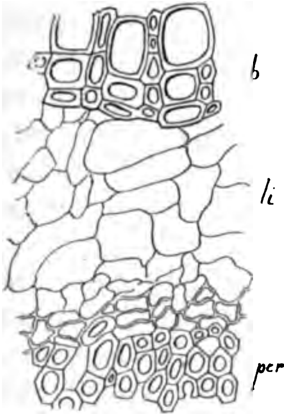


Fig. 33. — *Glochidion lucidum*. Partie inférieure d'un faisceau libéro-ligneux de la nervure. — *b*, bois ; *li*, liber anormal à grands éléments, à paroi très mince ; *per*, péricycle.

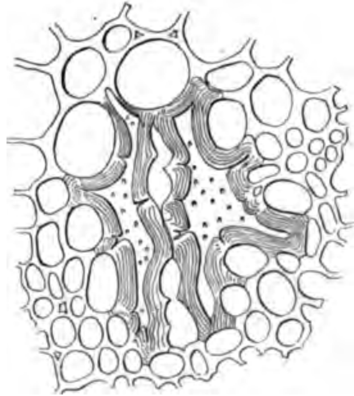


Fig. 34. — *Aextoxicon punctatum*. Tissu médullaire d'une nervure principale avec grandes cellules scléreuses.

Aextoxicon punctatum (fig. 34) dont la tige a sa moelle sclérosée aussi ; il renferme des formations fibreuses chez *Hieronymia oblonga*.

Tout ce que nous avons dit, relativement au liber interne, à propos du pétiole, s'applique également à la nervure. Ce n'est que dans les espèces où ce liber est suffisamment différencié, qu'on peut le rencontrer dans la feuille. Ainsi, il n'existe pas de liber interne dans la feuille de *Dalechampia Capensis*, chez lequel le liber de la tige est du type *Tragia Okanyua* ; et, quand il est très différencié, comme dans les *Mallotus*, il est toujours encore plus réduit dans la nervure que dans le pétiole.

Si, après avoir examiné les nervures principales de la feuille, nous jetons maintenant un coup d'œil sur la structure des petites nervures, nous serons surtout frappés du grand développement du tissu de soutien, qui constitue l'un

des caractères les plus saillants de beaucoup d'Euphorbiacées.

La nature du péricycle des petites nervures est indépendante de celle du péricycle des nervures principales. On y trouve des massifs fibreux sur les deux faces, alors qu'il n'y en a que du côté inférieur dans les grosses nervures, ou alors même que le péricycle de celles-ci est collenchymateux; et, dans tous les cas, ces massifs fibreux sont, bien des fois, plus importants, plus étendus relativement, qu'ils ne le sont dans les grosses nervures.



Fig. 35. — *Savia sessiliflora*. Partie supérieure d'une petite nervure, montrant sous l'épiderme les cellules cristalligènes, et, au-dessous d'elles quelques fibres appartenant au sclérenchyme qui surmonte le faisceau libéro-ligneux.

La structure de ces petites nervures est des plus caractéristiques, chez la plupart des Phyllanthoïdées et surtout chez les Andrachninées, où des massifs fibreux s'étendent au-dessus et au-dessous de chaque faisceau libéro-ligneux, jusqu'aux épidermes et sont séparés de ceux-ci, par quelques cellules le plus souvent cristalligènes (fig. 35). Ces cellules oxalifères sont les homologues de celles qui entourent le péricycle des nervures principales et celui de la tige. Nous retrouvons donc, dans tous les organes, la même tendance de l'oxalate de calcium, à se localiser à l'intérieur ou autour des sclérenchymes.

Chez certains *Discocarpus*, il existe, dans l'épaisseur de la feuille, des cloisons, dans la constitution desquelles n'entre plus aucun élément conducteur du bois ni du liber; elles sont exclusivement formées de fibres toutes semblables, superposées en une seule rangée (fig. 36). Ces cloisons s'étendent d'un épiderme à l'autre et paraissent destinées à soutenir les épidermes et à maintenir béantes, malgré la sécheresse du milieu, les grandes lacunes du mésophylle. *Bridelia micrantha* contient des cloisons du même genre, mais elles sont plus épaisses, et formées de plusieurs ran-

gées de fibres, auxquelles se mêlent des cellules remplies de tannin.

Chez *Agrostistachys longifolia*, des fibres isolées courent dans tous les sens, au milieu du mésophylle. Il en est de même chez beaucoup de *Glochidion*.

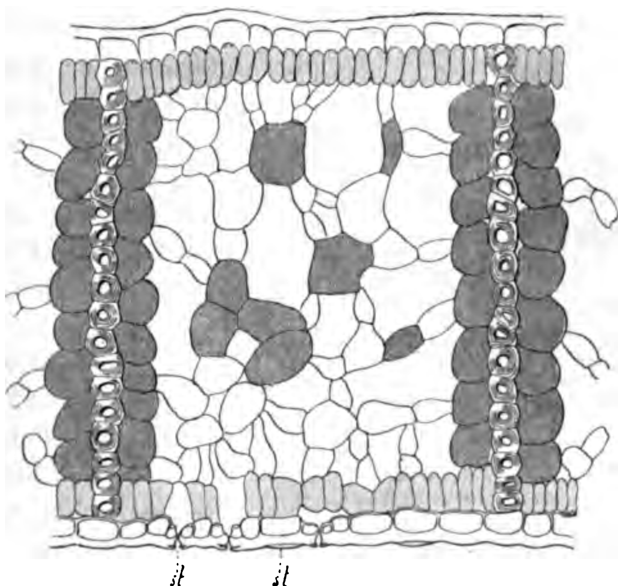


Fig. 36. — *Discocarpus Spruceanus*. Cloisons fibreuses du mésophylle tapissées d'un tissu de réserve tannifère. Le parenchyme en palissade, ainsi que certaines cellules du tissu lacuneux, sont aussi tannifères ; *st*, stomates.

Les faisceaux fibro-vasculaires des grandes comme des petites nervures et les sclérenchymes sont, en outre, entourés, chez les plantes franchement xérophiles, d'une gaine, de grosses cellules à parois minces et ayant tous les caractères d'un tissu accumulateur (fig. 36 et 37).

Suivant Haberlandt (1), qui l'a étudié chez d'autres plantes, le rôle de ce tissu consiste à recevoir et à emmagasiner les substances plastiques de la feuille, pour les céder ensuite aux faisceaux conducteurs. Il apparaît, quelle que

(1) Haberlandt, *Physiolog. Pflanzenanatomie*, p. 244 et suiv.

soit la direction des coupes, et entoure, par conséquent, ces faisceaux, comme un véritable manchon. Suivant le cas, il contient de l'amidon, de la résine ou du tannin et fournit un caractère anatomique des plus nets et des plus intéressants, que l'on rencontre chez beaucoup de Sténolobées, chez les Euphorbes du sous-genre *Anisophyllum* Gauch. (1), et dans les genres *Amanoa*, *Discocarpus*, *Pseudolachnostylis*. Chez quelques espèces (*Euphorbia Broteri*, *Amanoa oblongifolia*, etc.), les vaisseaux des dernières ramifications des nervures se transforment en réservoirs vasiformes. Ce sont des ampoules plus ou moins volumineuses dans lesquelles l'eau s'accumule (fig. 38).

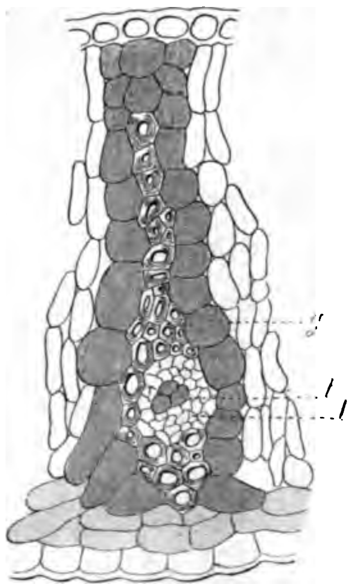


Fig. 37. — *Pseudolachnostylis Dekindtii*. Petite nervure, surmontée d'une cloison de sclérenchyme et entourée d'une gaine de réserve à tannin *g*. — *l*, liber; *t*, petits tannifères libériens.

Enfin, les tannifères et les laticifères occupent, dans les nervures principales, une situation homologue de celle qu'ils ont dans la tige; les tannifères peuvent exister dans le parenchyme, soit au-dessus, soit au-dessous des faisceaux, mais ils siègent surtout dans le liber. Il en est de même des laticifères.

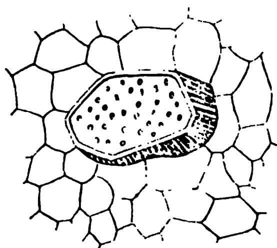


Fig. 38. — *Amanoa oblongifolia*. Réservoir vasiforme.

(1) L. Gaucher, *Étude anatomique du genre Euphorbia*. P. Klincksieck. Paris, 1898.

Épiderme.

Nous étudierons successivement, dans l'épiderme foliaire, les cellules épidermiques, les poils et les stomates.

1. Cellules épidermiques. — *Conformation superficielle.* — Les ornements de la cuticule sont ordinairement rares et peu apparents. Ils se réduisent à une fine striation qu'on aperçoit chez quelques espèces de Sténolobées, d'*Euphorbia*, d'*Hura*, de *Manihot*, où elle est irrégulière, tandis que chez d'autres, les stries rayonnent autour d'un centre, mais seulement au-dessus de certaines cellules (*Croton macrobothrys*, fig. 39). Les petites tubérosités rendant la cuticule chagrinée s'observent plus fréquemment, et caractérisent les *Mercurialis* et les Phyllanthinées.

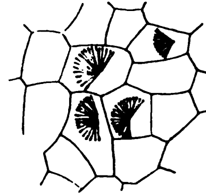


Fig. 39. — *Croton macrobothrys*. Ornements de la cuticule.

Dans quelques cas isolés, la cuticule porte un revêtement cireux, comme dans *Euphorbia piscatoria*, par exemple, où ce revêtement est formé de bâtonnets implantés dans l'épiderme.

Rarement, les parois cellulaires atteignent une grande épaisseur (*Glochidion superbum*). Elles sont plutôt minces ordinairement. Chez *Cyclostemon Cumingii* et *Drypetes alba*, elles portent des rétrécissements se continuant, sur les parois latérales, par de courts sillons à direction irrégulière (fig. 40). Les feuilles de certains *Discocarpus* et *Amanoa* possèdent des épidermes sclérifiés, fort curieux, dont nous allons faire, pour plus de clarté, la description complète, bien que ce para-



Fig. 40. — *Drypetes alba*. Épiderme inférieur.

graphe ne concerne que les épidermes examinés en surface.

Dans *Amanoa oblongifolia* l'épiderme supérieur, examiné à plat, offre des cellules polygonales, dont quelques-unes

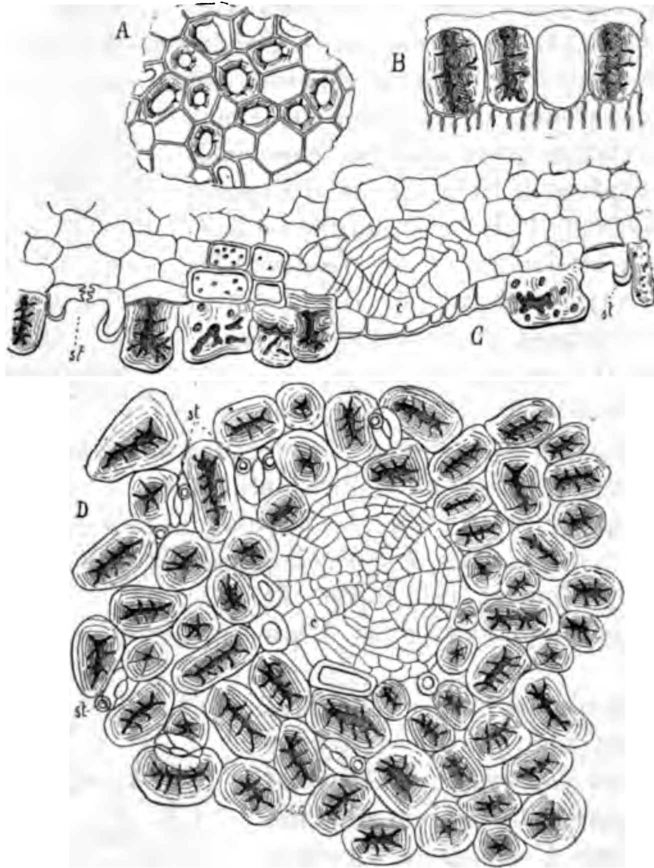


Fig. 41. — *Amanoa oblongifolia.* — A et B, épiderme supérieur; C et D, épiderme inférieur; *st*, stomates; *c*, cellules en amphithéâtre.

ne montrent qu'une paroi mince, mais dont le plus grand nombre est muni d'une membrane très épaisse et fortement sclérifiée (fig. 41, A). En coupe transversale, ces dernières sont prismatiques, surmontées d'une cuticule très épaisse aussi, et leurs parois latérales se montrent creusées de

nombreux canalicules (B). Elles ont donc bien les caractères des cellules pierreuses.

L'épiderme supérieur ne porte pas de stomates. Les cellules de l'épiderme inférieur sont toutes sclérifiées et de forme sphérique ou ovoïde. Leurs parois sont tellement épaissies que c'est à peine si elles laissent, au centre de la cellule, une étroite cavité se ramifiant, ici encore, en canalicules nombreux (fig. 41, C et D).

Quand aux stomates, ils sont situés dans la profondeur de l'épiderme. Leur ostiole s'ouvre dans les espaces libres que laissent entre eux les sclérites, sous lesquels cet ostiole est parfois dissimulé. De chaque côté de l'ostiole, s'aperçoivent deux petits cercles épaissis, qui ne sont autre chose que des papilles formées par chaque cellule stomatique.

On remarque, en outre, sur l'épiderme inférieur, quand on l'examine en surface, de petites cellules tabulaires disposées en amphithéâtre et dont l'ensemble fait une dépression sur l'appareil épidermique. La nature et le rôle de ces groupements cellulaires sont bien difficiles à indiquer.

Les membranes externes de l'épiderme inférieur sont seules sclérifiées dans *Discocarpus Spruceanus*, et la sclérose porte sur les cellules épidermiques, comme sur les stomates. Examinées en coupe transversale, les cellules stomatiques sont plus petites que les autres, leurs parois latérales sont minces et leurs parois profondes, à peine épaissies; mais la paroi externe cuticulaire est très épaisse et scléreuse, comme on vient de le voir. Elle n'est, cependant, pas massive et porte, à l'extérieur, une fine membrane qui se détache de la paroi principale, comme si celle-ci était boursouflée. De sorte que si, l'épiderme étant vu à plat, on considère les stomates, ils paraissent porter une sorte d'ampoule elliptique, au entre de laquelle se trouve un petit orifice (fig. 36 et 42).

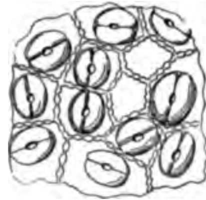


Fig. 42. — *Discocarpus Spruceanus.* Épiderme inférieur avec ses nombreux stomates sclérifiés.

Ces épidermes sclérifiés contribuent sans doute à assurer à la feuille la conservation de son eau de végétation.

Un assez grand nombre d'Euphorbiacées contiennent de l'oxalate de calcium dans leur épiderme foliaire. Il s'y trouve très souvent sous forme de macles, beaucoup plus souvent en cristaux isolés (*Bridelia*).

Les macles sont contenues dans de petites cellules différenciées des autres, et ordinairement groupées par deux ou par quatre. On retrouvera cette disposition chez les *Mani-*

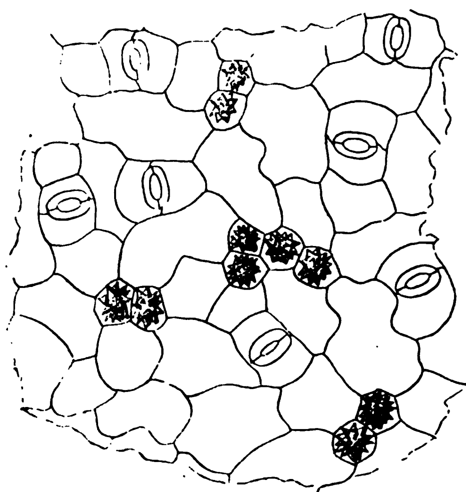


Fig. 43. — *Daphniphyllum laurinum*. Épiderme inférieur.

hot, *Ditaxis*, *Chiropetalum*, *Argyrothamnia*, *Caperonia*, *Daphniphyllum* (fig. 43), *Bridelia*.

Les épidermes sont très souvent tannifères, et le tannin est alors réparti dans toutes les cellules, sauf dans les stomates. Dans *Hieronymia oblonga* β *Benthamii*, il est localisé dans les deux cellules annexes des stomates.

Conformation transversale. — La cuticule est ordinairement plus épaisse sur la face supérieure de la feuille, que sur la face inférieure; les cellules épidermiques y sont aussi généralement plus grandes.

C'est même un caractère très saillant, de certaines Eu-

phorbiacées, de posséder, sur cette partie de la feuille, de ces grandes cellules, qui constituent, comme on le sait, une réserve aquifère.

Les Phyllanthoïdées sont particulièrement remarquables à cet égard. La grandeur des cellules épidermiques déjà manifeste chez les Drypétinées s'accuse davantage chez les Phyllanthinées, où les cellules se transforment en véritables ampoules, et atteint son maximum chez les Antidesminées et les Toxicodendrinées, qui possèdent des chambres aquifères.

Parmi les Crotonoïdées, cet appareil ne se retrouve guère que chez quelques Plukénétiinées. Le système aquifère se produit, soit simplement par l'augmentation du volume des cellules épidermiques, soit par leur dédoublement pour former alors une ou plusieurs assises pourvues souvent de vastes cavités.

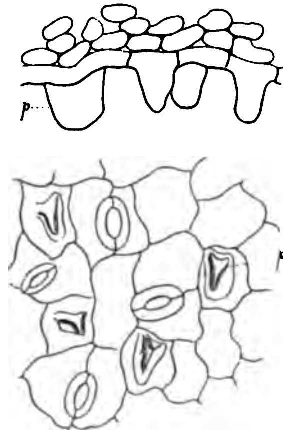


Fig. 44. — *Breynia rubra*. Épiderme inférieur. — *p*, papilles.

Chez quelques Andrachninées et certaines Phyllanthinées, l'épiderme porte seulement des papilles plus ou moins allongées (fig. 44). Mais chez la plupart des *Phyllanthus* et chez bon nombre de Drypétinées (dans les genres *Hemicyclia*, *Sibangea*, *Putranjiva*, *Petalostigma* notamment), les dimensions des cellules de l'épiderme s'accroissent beaucoup plus. Cette augmentation de volume porte tantôt sur la face supérieure de la feuille, dont toutes les cellules sont alors de larges alvéoles (fig. 45, A); tantôt sur les deux faces, l'augmentation de volume n'intéressant dans ce cas que certaines cellules.

C'est toutefois dans la tribu des Antidesminées et dans celle des Toxicodendrinées, que l'appareil aquifère prend son plus grand développement, ainsi qu'on l'a vu plus haut.

Dans *Choriophyllum Malayanum*, certaines cellules de l'épiderme supérieur se différencient pour former des

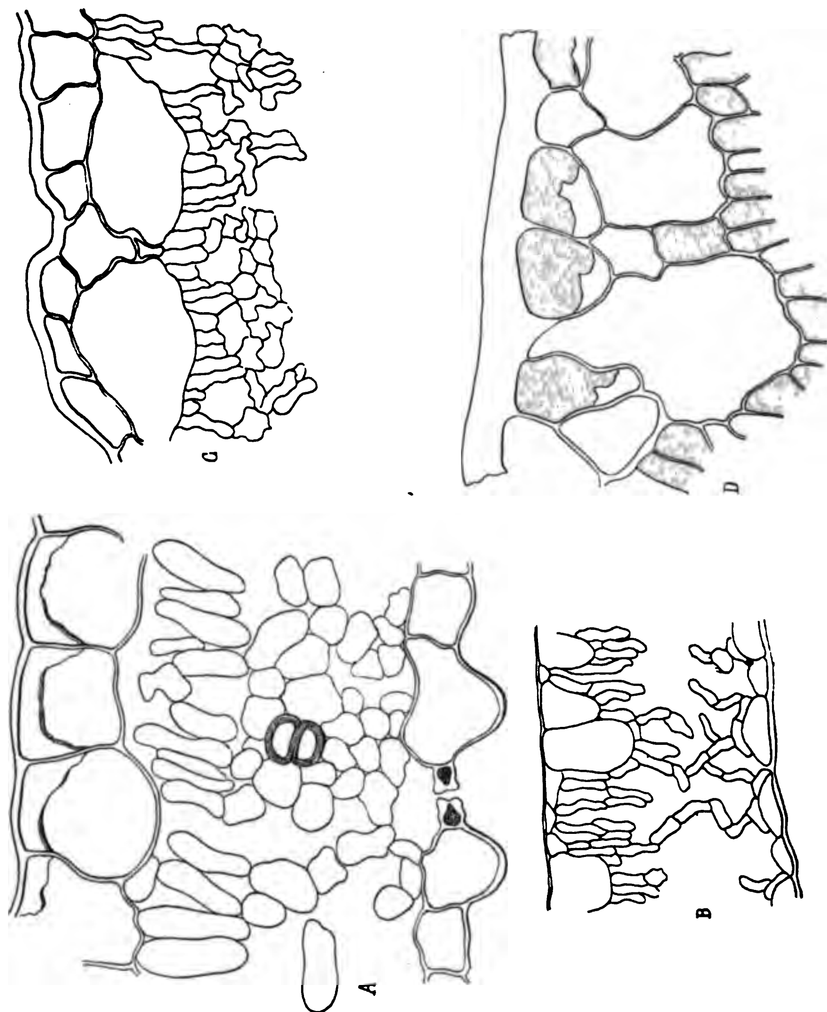


Fig. 45. — Réservoirs aquifères. — A, *Phyllanthus Niruri*; B, *Choriophyllum Malayanum*; C, *Aporosa microcalyx*; D, *Buræavia sp.*

poches dont la profondeur atteint presque, souvent, la moitié de l'épaisseur de la feuille (B).

Ailleurs, d'énormes cavités se façonnent sous l'épiderme, dont les cellules restent de grandeur normale. Cette dispo-

sition se trouve réalisée dans *Aporosa microcalix* (C) et a un plus haut degré encore dans un *Buræavia* d'espèce indéterminée (D). Ce ne sont plus des réservoirs de ce genre que l'on observe chez les Sténolobées. Il existe ici, pour retenir l'eau, un large tissu, formé de plusieurs assises de grandes cellules à parois très minces, et situé, le plus souvent, du côté supérieur de la feuille, entre l'épiderme et le parenchyme chlorophyllien (fig. 46).

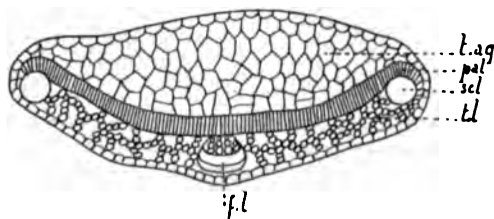


Fig. 46. — *Micrantheum ericoides.* Feuille avec son tissu aquifère *t.aq.* — *pal*, tissu en palissade; *scl*, un des deux faisceaux de sclérenchyme longeant le bord de la feuille; *t.l*, tissu lacuneux; *f.l*, faisceau libéro-ligneux. Demi-schématique.

Un appareil de même genre, mais beaucoup plus réduit, se retrouve chez les *Euphorbia* du sous-genre *Anisophyllum*, sous la forme d'une assise sous-épidermique qui s'étend à la face inférieure de la feuille. Cet appareil paraît destiné à la garantir du contact des sols brûlants, sur lesquels rampent ces plantes.

Plusieurs espèces possèdent enfin, sous l'épiderme supérieur, une ou plusieurs assises de petites cellules analogues. Les parois de ces cellules sont très épaissies dans le genre *Glochidion*.

J'ai déjà signalé la fréquence du tannin dans l'épiderme. Il n'est parfois contenu que dans les cellules se prolongeant en papilles (*Breynia disticha*) et la membrane de ces papilles est en général assez épaisse (fig. 47) ; mais bien souvent aussi il envahit l'épiderme tout entier.

Ailleurs, l'épiderme se dédouble, pour former une assise spécialement destinée à la localisation du tannin. C'est l'assise externe qui devient généralement tannifère, tandis

qu'il se produit en même temps une ou plusieurs assises sous-jacentes où l'eau se met en réserve.

Ce caractère offert par beaucoup de Sténolobées se retrouve également chez les *Petalostigma*, chez *Pera ferruginea*, *Tragia geraniifolia* (fig. 48, A).

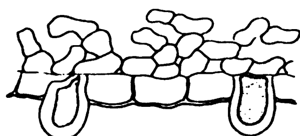


Fig. 47. — *Breynia disticha*. Épiderme inférieur avec papilles tannifères.

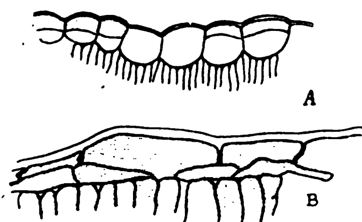


Fig. 48. — Réserve tannifère dans l'épiderme. — A, *Tragia geraniifolia*; B, *Bischoffia trifoliata*.

Ailleurs, l'épiderme se divisera pour constituer seulement une réserve à tannin, sans tissu aquifère (*Bischoffia trifoliata*) (B).

2. Poils. — Les poils n'existent bien souvent qu'au niveau des nervures ou sur les bords de la feuille; et, quand ils sont répandus sur toute la surface foliaire, il arrive souvent que les poils insérés sur les nervures ne sont pas de même nature que les autres.

Les variétés de poils que l'on peut rencontrer chez les Euphorbiacées sont fort nombreuses ; tandis que les Euphorbiées, par exemple, ne présentent que des formes simples, coniques ou filamenteuses, les Crotonées, les Antidesminées et les Crozophorinées se font remarquer par le grand développement de leur système pileux et les formes compliquées de cet appareil.

Les Euphorbiées ne portent que des poils allongés, uni cellulaires ou unisériés, mais plus simples encore chez le *Euphorbia* que chez les *Pedilanthus*, où ils sont munis d'u pédoncule scléreux (fig. 49, A).

Les *Phyllanthus* possèdent des poils faiblement ramifi les *Ditaxis*, les *Argyrothamnia*, des poils en navette. Chez *Crozophora*, c'est le poil rameux, très volumineux qui

la caractéristique, la forme de *Verbascum*, réalisée en particulier dans *Crozophora verbascifolia;* tandis que, chez les Antidesminées et les *Crotonogyne*, le poil en écusson est la forme dominante (B).

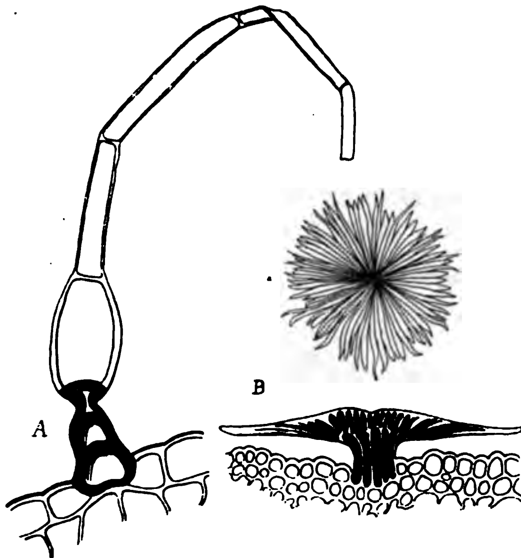


Fig. 49. — Poils. — A, *Pedilanthus tomentellus*; B, *Aextoxicon punctatum*.

Toutes ces formes se trouvent intégrées chez les Crotonées où, entre les types extrêmes, le poil simple et le poil rameux, on peut trouver tous les termes de passage.

Quand, dans cette tribu, les poils sont très volumineux, ils sont solidement implantés dans la feuille au moyen d'une sorte de prolongement fibreux pénétrant toujours très profondément au sein du mésophylle (fig. 50).



Fig. 50. — *Julocroton fuscescens*. Base d'un poil avec son squelette fibreux. On aperçoit deux fibres dont l'une est profondément implantée dans le mésophylle.

Ce prolongement traverse même la feuille de part en part lorsqu'elle porte des poils sur ses deux faces et communique ainsi, d'un poil à l'autre, sur la face opposée (*Julocroton Montevidensis*).

Je bornerai là l'étude de l'appareil pileux, dont la structure n'offre, en somme, rien de bien particulier, chez les Euphorbiacées. Je ferai seulement remarquer que, d'une manière générale, les poils sont moins nombreux et moins volumineux sur la face supérieure que sur la face inférieure de la feuille, et que parfois même ils siègent exclusivement sur celle-ci, en même temps que les stomates ; c'est ce qui a lieu dans *Bertya rosmarinifolia*, *Julocroton*, *Croton rosmarinifolius* (fig. 51) où les poils atteignent un développement remarquable ; la cuticule est alors toujours mince sur cette face, les poils suffisant à atténuer la transpiration.

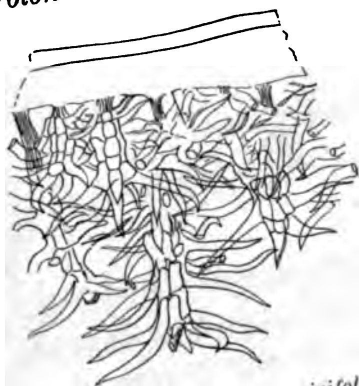


Fig. 51. — *Croton rosmarinifolius*. Revêtement pileux de la face inférieure de la feuille. L'épiderme est indiqué seulement du côté supérieur, où il est très large.

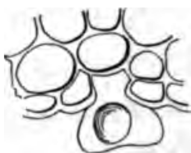


Fig. 52. — *Croton Cascarilla*. Glande unicellulaire de la face inférieure d'une nervure principale.

Les poils glandulaires sont moins bien représentés chez les Euphorbiacées que les poils tecteurs, et la forme bien connue des glandes du Kamala en réalise un des types les plus parfaits.

Les Crotons possèdent des poils unicellulaires contenant une grosse goutte d'essence (fig. 52), et des poils mixtes, comme ceux de *C. morifolium*, chez lequel, à côté des poils dont il vient d'être question, on trouve d'énormes poils rameux portant des glandes elliptiques à essence. Ailleurs, ce sont des glandes pluricellulaires, plus ou moins incluses dans l'épiderme et remplies de substances tannoïdes : telles que les glandes d'*Adelia barbinervis* (fig. 53, A), de *Maracanga*

digyna (B), de *Mallotus Moritzianus*, d'*Hymenocardia acida*.

3. Stomates. — *Conformation superficielle*. — L'homogénéité que nous constations tantôt, dans la structure des cellules épidermiques examinées en surface, se retrouve dans la constitution de l'appareil stomatique. C'est partout ou à peu près partout la même disposition, et on est vraiment surpris de rencontrer une telle uniformité dans une famille aussi vaste.

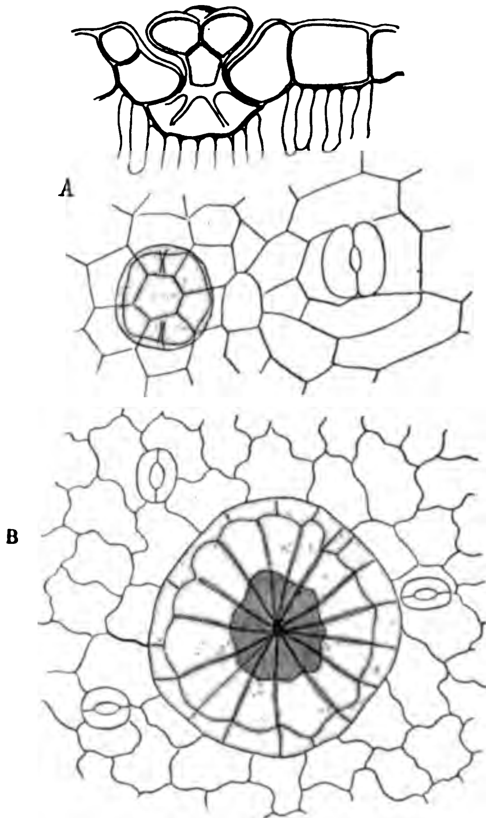


Fig. 53.— Glandes pluricellulaires. — A, d'*Adelia barbinervis* ; B, de *Macaranga digyna*.

Les stomates, de grandeur moyenne, le plus souvent, montrent une petitesse remarquable, chez les Euphorbes du sous-genre *Anisophyllum*. Nulle part, je ne les ai rencontrés aussi petits que là. Ils sont généralement dépourvus de cellules annexes. Comme exceptions à cette règle, je citerai, cependant, les genres *Jatropha*, *Manihot*, *Thecacoris*, *Leptonema*, où les stomates sont entourés de deux cellules annexes en forme de croissant, mais asymétriques par rapport au grand axe du stomate.

Chez beaucoup de Sténolobées, on trouve quatre cellules annexes perpendiculaires deux à deux.

Conformation transversale. — Les stomates sont tou-

jours situés au niveau de l'épiderme, soit à fleur de la cuticule, soit à mi-hauteur des cellules épidermiques. Mais dans tous les cas, l'épiderme ne s'invagine jamais, pour produire des puits stomatiques.

C'est à peine, si chez les *Toxicodendron*, on trouve quelque chose d'approchant. La cuticule proémine beaucoup, au-dessus du stomate, en formant un rebord très élevé, de sorte que le stomate paraît situé au

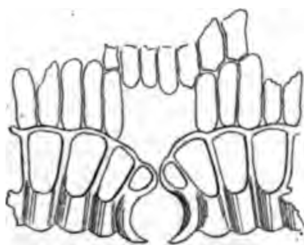


Fig. 54. — *Toxicodendron Capense*. Épiderme inférieur. Stomate.

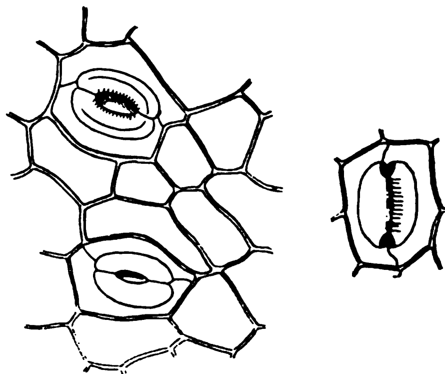


Fig. 55. — *Securinega durissima*. Épiderme inférieur. A droite, le stomate est vu par la face interne de l'épiderme et montre ses arêtes dentées.

fond d'une ampoule (fig. 54). Chez quelques plantes xérophiles il existe, au-dessus et au-dessous du stomate, deux arêtes recourbées et fortement cutinisées (Sténolobées) permettant une fermeture plus complète du stomate.

Ailleurs, l'occlusion de l'ostiole est obtenue au moyen d'arêtes inférieures munies de petites dents, qui paraissent s'engrener les unes dans les autres (fig. 55).

Mésophylle.

On ne trouve guère du tissu en palissade que sur la face supérieure, rarement sur les deux faces de la feuille (*Toxicodendron*); et, si la disposition symétrique de ce tissu, sous les deux épidermes, peut quelquefois s'étendre à plusieurs espèces d'un même genre, comme celui que nous

venons de citer, on sait pourtant que rien n'est plus variable que la manière d'être du mésophylle, suivant les conditions d'éclairage, dans lesquelles une plante est placée. Cette manière d'être change, ou peut changer, non seulement d'une plante à l'autre, dans une même espèce, mais encore d'une feuille à l'autre dans une même plante, et en divers points d'une même feuille.

Le tissu lacuneux, chez les *Cluytia*, porte de grandes poches, homologues de celles de la tige, dans lesquelles les cellules se sont résorbées, et où s'amasse une substance oléo-résineuse.

L'oxalate de calcium est extrêmement abondant, dans le parenchyme chlorophyllien (les Euphorbes sont peut-être les seules à n'en pas posséder) et on est même peu habitué à trouver, dans une feuille, des cristaux aussi volumineux que ceux que l'on y rencontre.

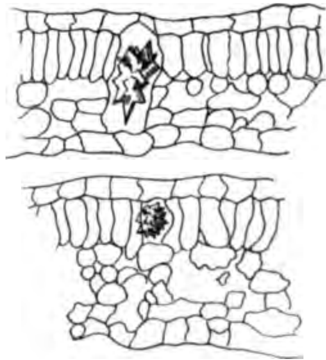


Fig. 56. — *Acalypha Macafeana.*

Le plus souvent, le tissu en palissade est interrompu par de grosses macles, tandis que le tissu lacuneux en renferme de plus petites. Parfois, à côté de macles de grandeur moyenne, on en trouve, dans une même feuille, de beaucoup plus grosses, allant d'un épiderme à l'autre, comme cela se voit chez certains *Acalypha* (fig. 56). Nulle part cependant je n'en ai observé d'aussi volumineuses que dans certaines Crotons, comme *Croton Schimperianus*, ou encore *Eremocarpus setigerus*, où elles font saillie sur les deux faces de la feuille (fig. 57).

Ailleurs, au lieu de macles, ce sont des cristaux que l'on rencontre dans le mésophylle.

M. Penzig (1) a décrit, chez les Aurantiacées, des cristaux

(1) A. Penzig, *Sull'esistenza di apparechi illuminatori nell'interno d'alcune piante.*

en losange, situés sous l'épiderme foliaire et qui serviraient, selon lui, à mitiger l'intensité lumineuse.

Des cristaux analogues peuvent être observés dans le

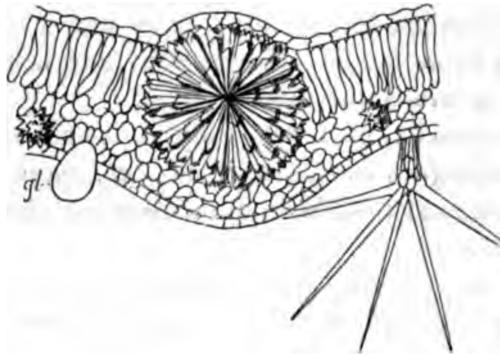


Fig. 57. — *Eremocarpus setigerus*. — *gl*, glande à moitié incluse dans le mésophylle.

tissu en palissade de nombreux *Phyllanthus* (fig. 58) où, assez volumineux, ils sont surtout remarquables par leurs arêtes concaves.

Mais, bien plus curieux sont encore les cristaux des *Claoxylon*, des *Micrococca* et *Erythrococca*, qui atteignent, dans la feuille, les

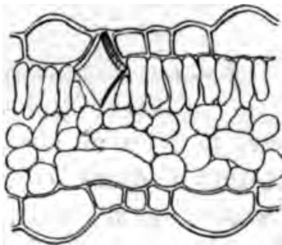


Fig. 58. — *Phyllanthus Niruri*.

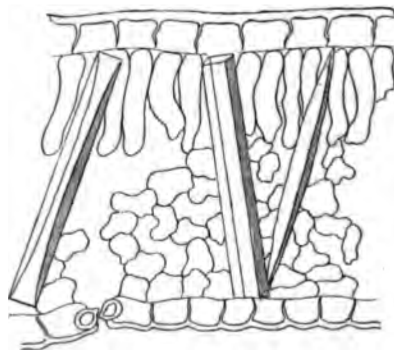


Fig. 59. — *Claoxylon affine*.

dimensions peu communes signalées déjà, à propos de la tige. Ils affectent la forme de prismes ou de fuseaux, et, dirigés d'un épiderme à l'autre, ils traversent la feuille, dans toute son épaisseur (fig. 59).

M. Vuillemin (1) attribue aux cristaux de la feuille un rôle de soutien. Je crois que si l'on peut assigner une telle fonction à des cristaux, c'est bien à ceux-ci. Ils paraissent en effet destinés, comme les cloisons fibreuses des *Discocarpus*, à maintenir constant l'écartement des deux épidermes foliaires.

Le mésophylle possède ordinairement du tannin ou de la résine. Mais la résine ne se trouve guère que chez les Euphorbes et les genres voisins (*Pedilanthus*, *Hura*, etc.). Le tannin se rencontre, au contraire, dans la grande majorité des cas, et dans toutes les régions du mésophylle.

Il est, toutefois, surtout condensé dans le tissu en palissade et dans l'assise du parenchyme lacuneux, qui longe l'épiderme inférieur.

Mais, parfois aussi, il s'emmagasine dans des réservoirs formés par certaines cellules du mésophylle, dont le volume s'est notablement accru. Dans *Adrachne cordifolia*, ce

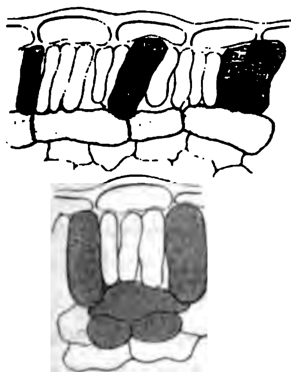


Fig. 60. — *Andrachne cordifolia*. Cellules-réserves à tannin.

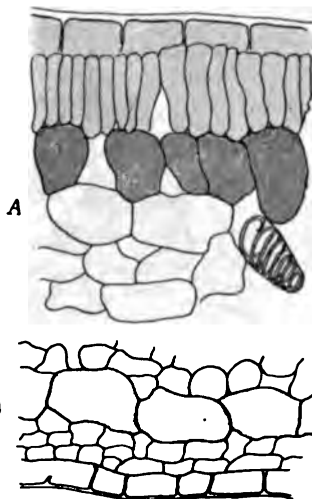


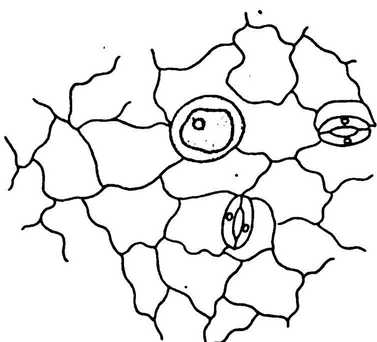
Fig. 61. — A. *Crotonogyne Zenkeri*; B. *Caperonia cordata*.

sont des cellules du tissu en palissade, et du parenchyme lacuneux, qui se renflent et se remplissent de tannin (fig. 60).

(1) Vuillemin, *Le Phyllum des Anthyllis*, p. 246.

Chez d'autres espèces, ce sont seulement les cellules du tissu lacuneux qui forment une assise sous la palissade (*Crotonogyne Zenkeri*, fig. 61, A), ou au milieu du parenchyme lacuneux (*Caperonia cordata*, B). Ailleurs enfin, des glandes tannifères naissent, contre l'épiderme inférieur (*Mareya brevipes*, fig. 62).

Dans les feuilles riches en tannin, le tissu en palissade n'est pas toujours situé contre l'épiderme. On trouve parfois, avant lui, une assise de cellules allongées, dans le sens horizontal et où s'accumulent aussi les produits tannoïdes (fig. 63).



Les glandes à oléorésine sont beaucoup moins fréquentes que les réservoirs à tannin, et je ne les ai guère rencontrées que chez les Crotons et chez le Ricin, qui possèdent, sous leurs épidermes foliaires, d'énormes cellules de forme ovoïde, dont une extrémité vient affleurer au niveau de la cuticule, tandis que l'autre s'enfonce, plus ou moins, dans le mésophylle (fig. 64, A). Elles siègent sur les deux faces de la feuille et dans les nervures et le pétiole, aussi bien que dans le mésophylle. Il peut arriver qu'elles soient mixtes au lieu d'être entièrement incluses : dans *Eremocarpu*

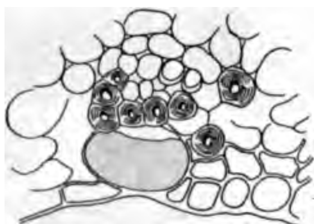


Fig. 62. *Mareya brevipes*. Épiderme inférieur avec une de ses glandes tannifères.

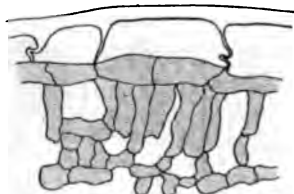


Fig. 63. — *Antidesma platyphyllum*.

setigerus, par exemple, leur moitié inférieure seulement émerge de l'épiderme (fig. 57).

Les glandes de *Croton M'Ubango* sont contenues dans l'assise en palissade, ne diffèrent des cellules de cette assise que par leur plus grande largeur, et, comme elles, se trouvent situées sous l'épiderme, au lieu d'arriver jusqu'à la cuticule (fig. 64, B). Ces cellules glandulaires renferment

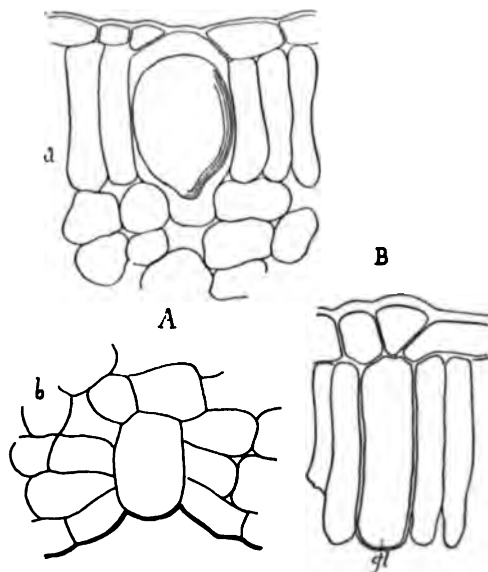


Fig. 64. — Glandes à oléo-résine dans le mésophylle. — A, *Croton Cascarilla*; *a*, face supérieure de la feuille; *b*, face inférieure. En *a*, on aperçoit dans la glande, une grosse masse oléo-résineuse très réfringente. B, *Croton M'Ubango*; *gl*, glande.

une substance claire très réfringente, ne fixant aucun réactif colorant, pas même la teinture d'orcanette, mais qui, par ses caractères optiques, me paraît néanmoins se rapprocher des matières résinoïdes.

Les laticifères qui suivent les nervures sur un certain parcours se détachent d'elles pour s'insinuer parmi les cellules du mésophylle. Leurs dernières ramifications pénètrent ensuite entre les cellules en palissade, et, arrivées au contact de l'épiderme, se coudent à angle droit,

pour longer celui-ci sur un trajet plus ou moins long.

Quant aux tannifères, ils accompagnent aussi les nervures, comme on l'a déjà vu, puis se séparent d'elles, pour devenir libres, dans le mésophylle, et se mettre en contact avec les cellules en palissade, mais seulement du côté interne de celles-ci. Ils ne paraissent pas comme les laticifères remonter la palissade, pour arriver jusqu'à l'épiderme.

Nous allons, dans le chapitre suivant, étudier de plus près ces différents appareils, aussi bien dans leur structure et dans leur rôle physiologique, que dans leur course à travers la tige et la feuille.

CHAPITRE II

LATICIFÈRES ET TANNIFÈRES

Les tannifères très répandus chez les Euphorbiacées n'y ont jamais été décrits. Les laticifères, moins répandus dans la famille et bien connus chez certaines espèces, présentent chez d'autres, des caractères sur lesquels il était intéressant d'insister. Aussi ai-je écourté, dans l'étude qui précède, tout ce qui a trait à ces deux appareils, me réservant de leur consacrer un chapitre spécial.

J'étudierai donc dans ce chapitre l'anatomie des tannifères et des laticifères, leur répartition dans les organes, et leurs relations avec les tissus environnants. J'examinerai leur distribution, dans les divers groupes que comprennent les Euphorbiacées. J'indiquerai, enfin, les conséquences qui, au point de vue de leur fonction physiologique, me paraissent se dégager de ces observations.

En pareille matière, je me garderai cependant de tirer aucune conclusion ferme. La détermination du rôle d'un appareil, quel qu'il soit, est surtout du domaine de la physiologie et ne peut guère être réalisée que par des recherches expérimentales. Mais l'anatomie donne néanmoins

les premières indications, montre la voie à suivre et le sens dans lequel ces recherches peuvent être tentées. A ce titre, les données fournies par elles ne sauraient certainement être enregistrées avec trop de soin.

I. LATICIFÈRES

Laticifères inarticulés ou unicellulaires.

Les laticifères inarticulés ou unicellulaires des Euphorbiacées sont de longs vaisseaux silonnant le corps de la plante, d'une extrémité à l'autre, se ramifiant beaucoup, mais ne s'anastomosant jamais et dont la cavité, entièrement libre, n'est jamais non plus interrompue par des cloisons transversales.

Schmalausen (1), Schullerus (2) et surtout Chauveaud (3) ont étudié leur embryogénie et ont montré qu'ils sont représentés, dans l'embryon, par de simples cellules, dont les extrémités peuvent s'allonger ensuite indéfiniment, pour suivre le végétal dans tout son développement.

De Bary (4) décrit très sommairement leur course dans la tige et la feuille de quelques Euphorbes, en rapportant surtout les observations de Schmalausen. Haberlandt (5) insiste davantage sur leur répartition dans la feuille, sur leurs relations avec le tissu foliaire, dans les *Euphorbia biglandulosa*, *Myrsinites*, *Lathyris*.

M. Pax (6), enfin, s'occupe surtout de leur répartition dans

(1) Schmalausen, *Beitrage zur Kenntniss der Milchsaftes behalter der Pflanzen* (Mém. de l'Acad. imp. de Saint-Pétersbourg, 7e série. t. XXIV, n° 2).

(2) Schullerus, *Die physiologische Bedentung der Milchsaftes von Euphorbia Lathyris* (Verhandlungen der botanischen vereins für die Provinz der Brandenburg, t. XXIV).

(3) G. Chauveaud, *Recherches embryogéniques sur l'appareil laticifère des Euphorbiacées, Apocynées, Urticacées et Asclépiadées*. Paris, 1891.

(4) De Bary, *Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane*, p. 454.

(5) Haberlandt, *Zur physiologischen Anatomie der Milchröhren* (Sitzungsberichte der Kaiserlicher Ak. d. Wiss., XXXVII, Bd I, Abt. 1 *bis*, Heft. 5).

(6) Pax, *loc. cit.*, p. 404 et 413.

les différents groupes d'Euphorbiacées. Il ne les étudie toutefois que dans la tige et décrit, pour quelques espèces, leurs principaux caractères anatomiques. Cet auteur reconnaît leur présence dans les Hippomanées de Müller, les Crotonées et les Euphorbiées.

Je les ai moi-même étudiés dans la tige et la feuille d'un assez grand nombre d'espèces, ce qui m'a permis de fixer certains points intéressants de leur anatomie.

1. Laticifères inarticulés dans la tige. — La membrane des laticifères est toujours cellulosique, et, commme elle est aussi généralement très mince, elle se confond avec celle des parenchymes environnants, ce qui en rend parfois l'étude difficile. Quelques espèces, cependant, se distinguent par l'épaisseur des membranes de leurs laticifères, comme *Euphorbia Myrsinites*, *E. Broteri*, *Hura crepitans* et les *Jatropha*.

Au sujet de *Jatropha Curcas*, M. Pax a signalé l'existence de processus creux, sortes de suçoirs que les laticifères forment contre les cellules parenchymateuses, et qu'il a dessinés. Il est de fait que ces laticifères présentent, non seulement dans *J. Curcas*, mais dans d'autres espèces : *J. excisa*, *podagrica*, la particularité de former des angles rentrants, dans le parenchyme voisin, disposition qui facilite certainement leurs échanges avec ces tissus, en permettant un contact plus intime, de membrane à membrane.

Mais, une autre particularité, non moins intéressante, plus générale peut-être, et sur laquelle j'ai, le premier, appelé l'attention (1), ce sont les rapports existant, dans la tige, entre les laticifères et le parenchyme amylacé. Très souvent, les gros vaisseaux à latex qui siègent vers l'intérieur de l'écorce ou dans la moelle, sont entourés, sur tout leur parcours, par un manchon de cellules, dont la forme diffère un peu de celle des cellules voisines. Elles sont plus petites et disposées sur une ou deux rangées bordant le lati-

(1) L. Gaucher, *Étude anatomique du genre Euphorbia*, 1898, p. 62-65.

cifère. C'est absolument la physionomie d'un canal sécréteur. Ces cellules sont remplies de grains d'amidon arrondis, tandis que l'on peut voir, à côté d'eux, chez les plantes dont les laticifères possèdent de l'amidon en bâtonnets, ces grains caractéristiques, dans la cavité du tube à latex. C'est le cas de nombreuses Euphorbes.

Les troncs principaux des laticifères inarticulés sont généralement cantonnés sur le pourtour du liber, dans la zone péricyclique. Ils se ramifient de là dans le liber ou dans l'écorce, pour atteindre l'épiderme, qu'ils longent sur un parcours plus ou moins long. Cette ramification ne se fait guère qu'à la hauteur des nœuds. Parmi les branches nouvellement formées, les unes montent dans l'entre-nœud suivant, en direction presque rectiligne; les autres se dirigent vers les feuilles et longent les faisceaux libéroligneux qui traversent l'écorce.

Cette répartition des laticifères dans la région extraligneuse de la tige, varie beaucoup d'un groupe à l'autre, et même, parfois aussi, d'une espèce à l'autre. On peut faire, à ce point de vue, trois catégories :

Les Crotonées, pour lesquelles la prépondérance des laticifères est dans le liber;

Les Euphorbiées, qui n'en possèdent que dans l'écorce;

Et les autres tribus ou sous-tribus : Jatrophées, Manihotées, Hippomaninées, Hurinées, Cluytiées, intermédiaires entre ces deux groupes bien caractérisés, et chez lesquelles on trouve indistinctement des laticifères, dans le liber et dans l'écorce.

Un certain nombre d'espèces de ces divers groupes possèdent aussi des laticifères dans la moelle.

Chez les Crotonées, les laticifères existent toujours dans le liber, où on peut les rencontrer, depuis le cambium jusqu'au péricycle (fig. 65); et, selon les espèces, ils passent nombreux dans l'écorce, en donnant des ramifications qui vont jusqu'à l'épiderme (fig. 66), ou bien, au contraire, ils sont rares dans cette dernière partie. Parfois même, c'est

dans le liber seul qu'ils sont localisés (*Croton nitrariæfolius*).

M. Pax voit une certaine proportionnalité, entre l'abondance des laticifères corticaux et le développement de l'écorce des Crotonées. Dans les espèces que j'ai étudiées, je n'ai remarqué aucune corrélation de

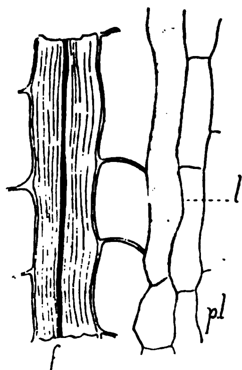


Fig. 65. — *Croton Cascarilla.* Un laticifère *l*, dans le liber. — *p.l*, parenchyme libérien ; *f*, une fibre péricyclique.

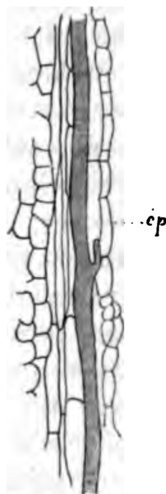


Fig. 66. — *Croton morifolium.* Un laticifère cortical. On aperçoit une branche qui se dirige sous l'épiderme *ép*.

ce genre. Chez les Euphorbiées, les rameaux principaux se ramifient, depuis le péricycle jusqu'à l'épiderme, sans donner de branches dans le liber.

Cependant, si toutes les Euphorbes sont caractérisées par l'absence de laticifères dans le liber, elles se distinguent les unes des autres par l'abondance et la répartition des vaisseaux à latex, dans leur parenchyme cortical. Chez les unes, les grands vaisseaux sont exclusivement cantonnés contre le péricycle, tandis que leurs ramifications, toujours grêles, se localisent sous l'épiderme (*E. Peplus, Characias*, etc.). Chez les autres, au contraire, des rameaux à large section sont distribués dans toute l'épaisseur de l'écorce jusqu'au voisinage de l'épiderme (*E. Poggei*, *sarmentosa*, *verticillata*, etc.). Les Euphorbes cactiformes ont, à ce point de vue, une physionomie toute spéciale. Leurs laticifères, à

grand diamètre et à paroi épaisse, courent de l'épiderme à la moelle, où ils passent facilement, à cause de l'écartement des faisceaux libéro-ligneux. Certaines branches traversent horizontalement les parenchymes, tandis que d'autres les sillonnent dans le sens vertical.

Dans les Hippomaninées et les groupes voisins : *Hura*, Manihotées, Jatrophées, les laticifères, très fréquents dans le liber, et toujours nombreux au sein de l'écorce, y sont remarquables aussi par leur largeur et par leurs multiples ramifications.

2. Laticifères inarticulés dans la feuille. — La répartition des laticifères est la même dans le pétiole que dans la tige, à cette différence près, qu'on les rencontre plus fréquemment dans la moelle, étant donnée la facilité qu'ils ont d'y pénétrer, par les espaces que les faisceaux libéro-ligneux laissent généralement entre eux, dans le pétiole.

Il en est de même aussi dans les grosses nervures ; mais, chez les Crotonées, on rencontrera leurs rameaux principaux sur les deux faces de la feuille, au-dessus et au-dessous, par conséquent, de l'arc libéro-ligneux, tandis que, chez les autres tribus, c'est au-dessous seulement qu'ils siègent. Quant à la course des laticifères dans le mésophylle, elle est des plus instructives et mérite d'être étudiée de plus près.

Les laticifères suivent les nervures, dans toutes leurs ramifications (fig. 67), pour se séparer d'elles, sur certains points, et se mettre en contact avec les cellules du tissu chlorophyllien. C'est dans le parenchyme lacuneux que l'on rencontre leurs plus grosses branches, toujours étroitement entourées par les cellules à chlorophylle. De ces branches partent ensuite de nombreux rameaux se dirigeant, soit vers l'épiderme inférieur, soit vers le tissu en palissade,

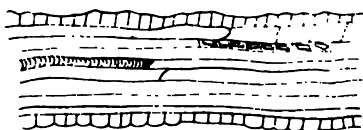


Fig. 67. — *Julocroton Monteridensis* δ *genuina*. Coupe longitudinale d'une nervure. On aperçoit les laticifères qui longent les deux épidermes.

qu'ils longent sur une certaine longueur. Ils donnent, dans ce trajet, des processus qui s'insinuent entre les cellules en palissade et s'arrêtent contre l'épiderme supérieur, ou bien encore, se recourbent à angle droit, pour suivre, en se ramifiant à nouveau, la face inférieure de l'épiderme, et se terminer ensuite en tubes fermés (fig. 68 et 69). Toutes ces dispositions peuvent très bien être observées chez un grand nombre d'espèces, surtout si l'on s'adresse à celles chez qui l'épaisseur des laticifères rend plus facile cet examen (*Euphorbia*

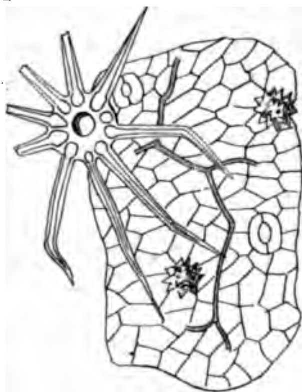


Fig. 68. — *Croton moiifolium.* Épiderme supérieur sillonné par un laticifère.

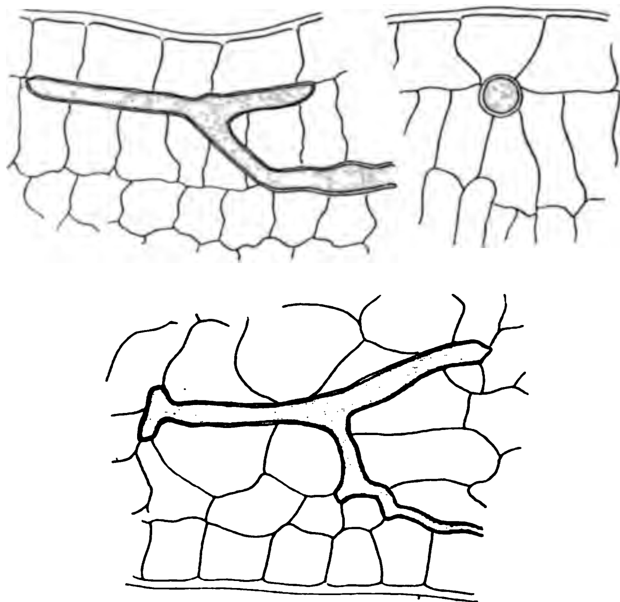


Fig. 69. — *Codiæum variegatum.* Course des laticifères dans le mésophylle. Sur la face supérieure et sur la face inférieure de la feuille.

Myrsinites, *Broteri*, *Peplis*, *Chamæsyce*, *Hura crepitans*,

Jatropha, *Julocroton*, *Codiæum*, *Hippomane Mancinella* (1).

Dans *Codiæum irregulare*, les laticifères, partis du bord inférieur de l'assise en palissade, la coupent obliquement, pour se diriger vers l'épiderme ; mais ici, au lieu d'en longer la face inférieure,. ils franchissent les cellules épidermiques, pour ne se recourber que sous la cuticule qu'ils suivent ensuite (fig. 70).

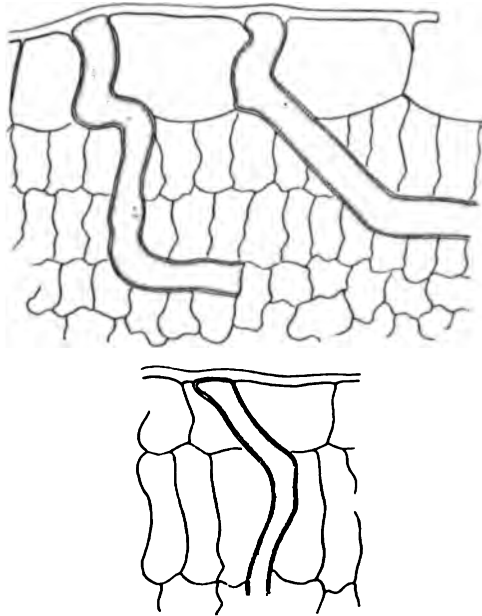


Fig. 70. — *Codiæum irregulare*. Course des laticifères à travers le mésophylle et l'épiderme.

Dans tout ce parcours les laticifères ont, avec les cellules à chlorophylle, les rapports les plus étroits. Les longs éléments du tissu en palissade se recourbent souvent, à leurs extrémités, pour les entourer d'une façon plus intime. On a vu qu'il en est de même pour le tissu lacuneux. Ainsi donc, le tissu en palissade, c'est-à-dire le parenchyme assi-

(1) J'ai déjà décrit, d'une façon détaillée, les relations des laticifères avec le mésophylle, je me contente d'en rappeler ici les dispositions principales et de les généraliser (Voy. *Ann. Sc. nat.*, XII, 16, p. 241).

milateur, se trouve enveloppé dans un réseau de laticifères, s'étendant sur sa face supérieure comme sur sa face inférieure. Certaines branches vont de l'une à l'autre, en traversant les assises en palissade, tandis que d'autres, de plus grand diamètre, courent dans le tissu lacuneux, et mettent ce réseau en communication avec les gros vaisseaux laticifères des nervures.

Laticifères articulés ou pluricellulaires.

Les laticifères articulés ou pluricellulaires sont ceux qui sont interrompus par des cloisons.

M. Pax distingue à ce point de vue deux sortes d'appareils conducteurs : ceux dont les cellules formatrices sont approximativement de même longueur, et cite certaines Sténolobées, les Acalyphées et les Dalechampiées, comme possédant ces laticifères ; et ceux dont les cellules sont inégales. Il fait mention, pour ceux-ci, des genres *Aleurites*, *Garcia*, *Joannesia*.

A part les *Bertya*, je n'ai pas pu étudier les Sténolobées citées par M. Pax, à ce propos, mais j'ai retrouvé chez les *Acalypha*, les *Dalechampia*, et quelques genres voisins des laticifères réguliers, c'est-à-dire de longues séries de cellules, toutes égales en effet, qui, chez les *Acalypha*, contiennent une substance résineuse, et renferment du tannin dans les autres genres.

Les laticifères articulés irréguliers sont, de beaucoup, les plus fréquents et se présentent, selon les cas, avec une structure extrêmement variable. L'irrégularité dans la longueur des articles est déjà manifeste chez les *Erythrococca* et les *Adenocline*. On l'observe aussi chez des Sténolobées appartenant aux genres *Bertya* et *Amperea*.

Les *Aleurites* possèdent des laticifères formés de petites cellules auxquelles font suite des cellules beaucoup plus longues. Leurs parois transversales sont très nettes.

Au sujet des *Aleurites*, M. Pax fait remarquer que cette

inégalité peut résulter, soit de la résorption de certaines parois transversales, soit de l'allongement des cellules. Selon lui, elle proviendrait plutôt de cet allongement. Il n'a jamais, dit-il, constaté la disparition d'aucune membrane cellulaire. Je ne l'ai pas constatée non plus chez ces plantes, mais j'ai pu l'observer, comme on va le voir, dans plusieurs autres espèces.

Les laticifères sont parfois formés de cellules courtes précédées et suivies de larges tubes, dont il est difficile de voir l'extrémité (*Macaranga digyna*, fig. 71, A). D'autres fois, le laticifère plus différencié encore n'est qu'un vaste tube, à l'intérieur duquel se distinguent soit des fragments de parois résorbées, soit seulement leur empreinte sur les blocs de tannin qui y sont concrétés [*Crotonogyne angustifolia* (B), *Manniophyton Africanum*, *Neoboutania Africana*, *Macaranga Tanarius et heterophylla*, et bon nombre de Mercurialinées]. Ailleurs, la cavité du tube se creuse, grâce à la résorption de certaines cellules déjà différenciées des cellules voisines par leur forme et leur direction, et il achève de se façonner en épaississant ses parois (*Mallotus ricinoides*, fig. 72).

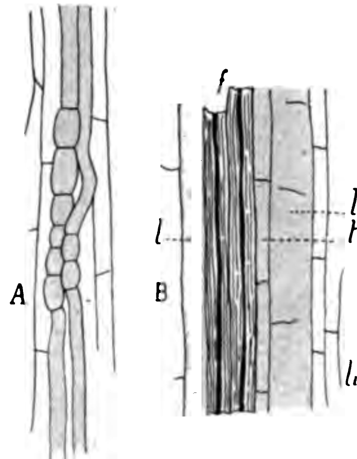


Fig. 71. — Laticifères. — A, *Macaranga digyna* (liber) ; B, *Crotonogyne angustifolia* ; *l*, laticifères à parois transversales résorbées ; *t*, tannifère ; *f*, fibres péricycliques ; *li*, liber.

Par conséquent, un assez grand nombre d'Euphorbiacées possèdent des laticifères pluricellulaires, que l'on peut opposer aux laticifères inarticulés ou unicellulaires, c'est-à-dire formés d'un tube ininterrompu.

Ces laticifères sont constitués, à l'origine, soit par des cellules allongées, disposées bout à bout, en une seule série

régulière (type *Acalypha*), soit par des cellules d'aspect très variable, irrégulièrement disposées et dont la réunion constitue un appareil de forme cylindrique (type *Mallotus ricinoides*).

Les appareils du premier type sont bien les laticifères

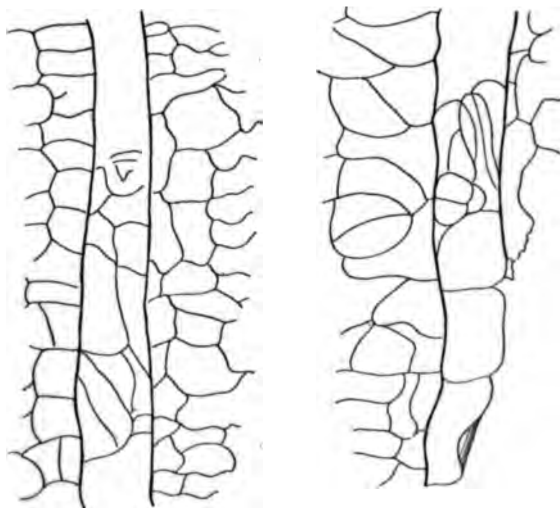


Fig. 72. — *Mallotus ricinoides*. Laticifères médullaires en voie de formation. A droite et en bas, on aperçoit distinctement trois cellules formatrices superposées. Une partie de la paroi du laticifère manque dans cette partie.

articulés de M. Pax, mais cette dénomination ne convient pas à ceux du second. Il n'y a plus d'articles ici, mais une simple agglomération cellulaire et l'expression de laticifères pluricellulaires me paraît préférable puisqu'elle est générale.

Qu'ils appartiennent à l'un ou à l'autre type, ces laticifères demeurent tantôt à l'état pluricellulaire, tantôt au contraire les membranes transversales des uns, ou la presque totalité des parois cellulaires des autres, se résorbant, il en résulte la formation de tubes plus ou moins longs.

La disparition des parois cellulaires peut, du moins, être constatée dans un certain nombre de cas, et je penche à croire que c'est plutôt par ce processus, que par l'allonge-

ment de quelques cellules, que se produit l'irrégularité de certains laticifères : ceux des *Aleurites* et des Sténolobées par exemple, ou ceux du liber de *Macaranga digyna*, bien plus irréguliers encore, avec leurs longs tubes interrompus par de petites cellules.

Dans les groupes dont il vient d'être question, les laticifères pluricellulaires ne sont pas les seuls que l'on rencontre, les laticifères unicellulaires ou articulés existent à côté d'eux.

C'est ainsi que les *Mercurialis* présentent des vaisseaux à latex, en tout analogues à ceux des Euphorbes ou des Crotons. De Bary (1) en fait mention, après Hanstein, dans son traité d'anatomie.

M. Pax (2) dit pourtant ne les avoir pas retrouvés. Je les ai reconnus dans *Mercurialis annua*. Ils sont très distincts des fibres péricycliques, à cause de la minceur de leur membrane et de leurs réactions bien différentes de celles des fibres. Selon Hanstein, ils n'existent qu'à l'extérieur du liber. Je les ai retrouvés aussi dans la moelle où j'ai pu les suivre sur un assez long trajet, grâce à de petits cristaux de malate de calcium, qu'un séjour prolongé des tiges dans l'alcool avait fait déposer sur leurs parois.

Ce sont encore des laticifères inarticulés qui se montrent dans la moelle des *Macaranga*, mais de ces laticifères très différenciés, à aspect de canal sécréteur, et déjà signalés chez certains *Euphorbia*. Leur large section est ici, comme dans ces Euphorbes, entourée de petites cellules remplies d'amidon (fig. 73).

Quelle que soit leur structure, ces laticifères se trouvent toujours dans le liber ou au pourtour du liber, souvent aussi dans la moelle.

Ils suivent, dans la feuille, le trajet des faisceaux, près desquels on peut les retrouver. Mais les laticifères pluricellulaires montrent ici la plus grande régularité de struc-

(1) De Bary, *loc. cit.*, p. 454.
(2) Pax, *loc. cit.*, p. 414.

ture. Quel que soit l'aspect sous lequel on les ait vus, dans la tige, et les transformations qu'ils puissent y subir, ils sont toujours formés, dans la feuille, par des séries de cellules allongées et à peu près égales. Ils paraissent avoir avec le tissu assimilateur les mêmes rapports que les latici-

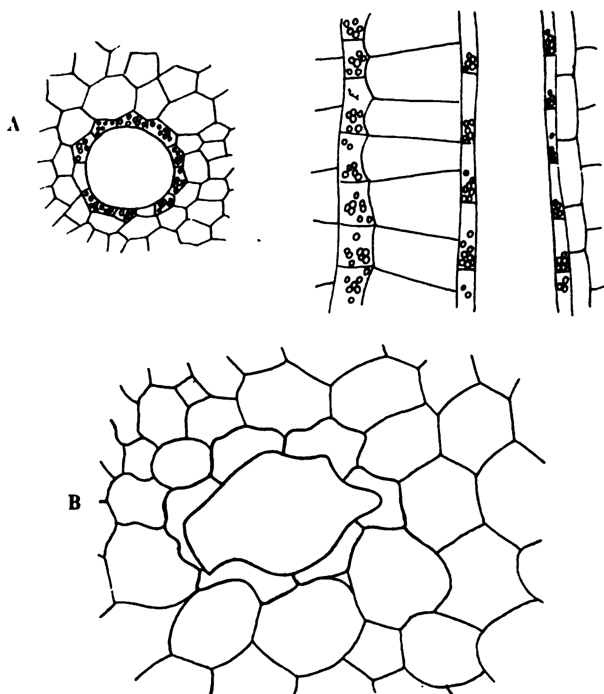


Fig. 73. — A, *Macaranga digyna*. Laticifère médullaire de la tige. B, *Macaranga Tanarius*. Laticifère médullaire du pétiole.

fères des Euphorbes ou des Crotons, à en juger par les dispositions qu'ils offrent dans *Manniophyton Africanum* et *Bernardia myricæfolia* (fig. 74).

Il y a en somme chez les Euphorbiacées, tout un ensemble de plantes formé par les Acalyphées (Crozophorinées, Mercurialinées, Acalyphinées, Plukénétiinées, Périnées), par une partie des Jatrophées (*Aleurites*, *Joannesia*, *Garcia*) et par les Sténolobées, qui possèdent, sinon toujours, du moins chez un très grand nombre d'espèces,

des laticifères appartenant aux types les plus différents.

Toutefois, c'est le laticifère pluricellulaire qui est la forme dominante.

S'il a été question, à cette place, des laticifères comme ceux des Mercuriales ou de la moelle des *Macaranga*, qui, analogues à ceux des Euphorbes auraient dû trouver leur place dans l'étude des laticifères inarticulés, c'est pour montrer, précisément, le polymorphisme remarquable que le système laticifère peut présenter, dans un ensemble de plantes en somme fort voisines.

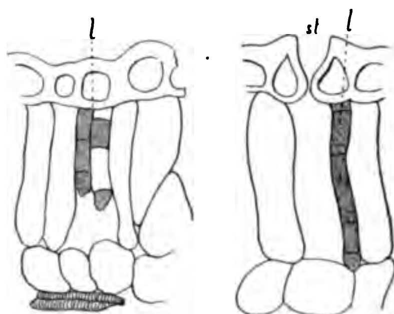


Fig. 74. — *Bernardia myricæfolia*. — *l*, laticifères articulés dans le tissu en palissade; *st*, stomate.

Remarquons que ce polymorphisme ne s'observe pas seulement d'une tribu ou d'un genre à un autre, mais qu'on peut l'observer entre deux espèces d'un genre déterminé, et même entre telle et telle région d'un même organe. N'avons-nous pas indiqué la présence de laticifères munis de quelques articulations dans *Macaranga digyna*, et de longs tubes creux dans *Macaranga Tanarius* et *heterophylla* et la première de ces trois espèces, qui contient des laticifères articulés dans son liber, ne possède-t-elle pas aussi, comme les autres *Macaranga*, des laticifères inarticulés dans sa moelle?

Les caractères morphologiques des laticifères peuvent donc être résumés de la façon suivante :

Ils sont ou bien unicellulaires, ou bien pluricellulaires, et ne s'anastomosent jamais.

Les laticifères unicellulaires ou inarticulés sont, comme on sait, de longs vaisseaux ininterrompus, s'étendant d'une extrémité de la plante à l'autre.

Chez les uns le vaisseau est simple et sans entourage.

On trouve ces laticifères chez les Crotonées, et chez un grand nombre de plantes appartenant à des tribus fort voisines entre elles : Jatrophées, Manihotées, Cluytiées, Hippomanées, Euphorbiées.

Chez les autres, le vaisseau est entouré d'une gaine de réserve plus ou moins différenciée, formée par le parenchyme environnant (certains *Euphorbia*, *Macaranga*).

Les laticifères pluricellulaires se réduisent, aussi, à deux types bien définis.

Le premier est le laticifère articulé, formé, à l'origine, d'une série de cellules allongées. Si les membranes transversales de ces cellules persistent, les articles du laticifère sont tous égaux, et on a le laticifère articulé régulier. Si, au contraire, certaines membranes transversales se résorbent, il se produit alors des différences dans la longueur des articles et on obtient le laticifère articulé irrégulier. Lorsque, enfin, toutes les membranes transversales disparaissent, un long tube se forme, qu'on peut parfois confondre avec un laticifère inarticulé.

Ces appareils se rencontrent chez beaucoup de Mercurialinées, de Sténolobées, d'Acalyphinées; chez certaines Crozophorinées, Plukénétiinées et Jatrophées.

Le second type est le laticifère formé, dès le début, d'une agglomération de cellules nombreuses et irrégulièrement disposées, et qui, en se résorbant, par la suite, forment encore un tube creux (*Mallotus ricinoides*).

Quelle que soit la forme des laticifères pluricellulaires, dans la tige, ils se présentent toujours, dans la feuille, en séries de cellules à peu près égales.

Unicellulaires ou pluricellulaires, les laticifères siègent presque toujours dans le liber et dans l'écorce. Les Euphorbiées, pourtant, n'en contiennent jamais dans leurs faisceaux libériens.

On peut les retrouver dans la moelle, quoique moins fréquemment.

Ils passent de la tige dans la feuille, dont ils suivent les

nervures, tantôt seulement le long de la face inférieure, tantôt sur les deux faces (Crotonées). Dans tous les cas, ils existent toujours en grand nombre au milieu des cellules du mésophylle et ils enserrent le tissu assimilateur, dans un réseau étroit. Des laticifères de structure fort différente se trouvent parfois chez des espèces très voisines; on peut même rencontrer, dans une même plante des laticifères unicellulaires, à côté de laticifères pluricellulaires.

Le Latex. — L'étude microchimique du latex montre qu'il est en majeure partie constitué par du tannin chez les Crotonées, les Crozophorinées, les Mercurialinées, les Plukénétiinées, les Périnées, les Jatrophées. L'abondance du tannin y est même remarquable parfois. Dans *Crotonogyne Zenkeri*, *Manniophyton Africanum*, *Neoboutonia Africana*, pour ne citer que ceux-là, le tannin s'y trouve concrété, sous forme de gros blocs, sur lesquels on aperçoit l'empreinte des parois cellulaires qui, en se résorbant, ont formé le laticifère.

C'est au contraire de la résine qu'on trouve, dans les larges laticifères des *Acalypha*.

Les Manihotées, les Cluytiées et les Hippomanées forment, au point de vue du contenu des laticifères, une transition entre les plantes à latex tannoïde, et les végétaux à latex résineux. Ainsi, chez les Hippomaninées appartenant aux genres *Omphalea*, *Sebastiana*, *Maprounea*, les laticifères contiennent du tannin, tandis qu'ils sont remplis de substances résineuses chez les *Excæcaria*, *Stillingia*, *Hippomane*.

Enfin le latex est surtout de nature résineuse chez les *Hura* et les Euphorbes.

D'autre part, les analyses faites sur le latex des Euphorbiacées ont montré qu'il renferme, en proportions variables, des matières albuminoïdes, de l'amidon quelquefois, du sucre, des corps gras, des mucilages, etc. J'ai tenté moi-même quelques essais chimiques, sur deux latex que j'ai pu me procurer en quantité suffisante, pour les analyser, celui

du Mancenillier (*Hippomane Mancinella*) et celui d'*Hura crepitans*, et j'ai isolé de l'un et de l'autre une cire et des résines séparables, à l'aide de divers dissolvants (1).

Très souvent enfin, le latex contient du malophosphate et du malate neutre de calcium qui cristallisent très bien dans les matériaux conservés dans l'alcool. M. Belzung (2), a reconnu ces deux sels dans les laticifères de quelques Euphorbes cactiformes.

Je les ai moi-même rencontrés dans les espèces les plus diverses : *Euphorbia Canariensis*, *xylophylloides*, *stapeloides*, *atropurpurea*, *Lathyris*, *Hura crepitans*, *Jatropha excisa*, *podagrica*, *Mercurialis annua*.

Un nombre relativement restreint de plantes contiennent de l'amidon, dans leurs laticifères. A part l'*Hura* et les Euphorbes dont les grains d'amidon, en forme de bâtonnets, ou d'haltère sont bien connus, je ne crois pas qu'il en existe ailleurs. Trécul (3) cite pourtant dans les laticifères des *Jatropha podragrica* et *acuminata* la présence de « gros grains d'amidon qui jaunissent ou brunissent, par l'iode, et n'ont donc pas le caractère de l'amidon des Euphorbes; dans *J. podagrica* ils ont souvent la forme de gros cristaux avec des arêtes vives ». J'ai retrouvé dans *J. podagrica* les corps dont parle Trécul et qui ne sont autre chose que des prismes de malate de calcium, ils ne se colorent évidemment pas, par l'iode, qui leur communique simplement sa teinte jaune et ils ont tous les caractères des cristaux analogues dont je viens de rappeler l'existence chez les Euphorbiacées.

CONSIDÉRATIONS SUR LE RÔLE DES LATICIFÈRES ET SUR LEUR NATURE AU POINT DE VUE BIOLOGIQUE. — Un certain nombre des éléments du latex sont des substances que l'on a l'habi-

(1) L'une des résines du Mancenillier est excessivement caustique et irritante, dangereuse même à manier. Une petite parcelle introduite dans l'œil détermine une conjonctivite très douloureuse en même temps qu'une sécrétion très abondante des glandes lacrymales.

(2) Belzung, *loc. cit.*

(3) Trécul, *C. R.*, 1865, p. 1351.

tude de considérer comme des matières de réserve : amidon, matières albuminoïdes, sucre, tannin, corps gras, etc.

Le malophosphate de calcium, les résines et les mucilages, qui entrent aussi dans sa constitution, me paraissent avoir la même valeur nutritive. Le malophosphate de calcium n'existe pas que dans les laticifères, et nous avons remarqué, dans le chapitre précédent, qu'il n'était pas rare de le rencontrer, dans la moelle et le parenchyme cortical de la tige. Il présente, pour certains auteurs, la forme la plus assimilable de l'acide phosphorique, le phosphate de calcium restant dissous dans la cellule, à la faveur de l'acide malique.

Quant aux résines et aux mucilages, tout comme l'amidon et le tannin, ils siègent aussi, bien souvent, dans diverses régions de la tige et de la feuille : dans les cellules du tissu en palissade et du tissu lacuneux, dans certains parenchymes de réserve, ou encore, dans les tissus en voie de développement et qui sont par suite le siège d'une nutrition active, tels que les méristèmes des bourgeons, le cambium, etc.

Enfin les vaisseaux du bois renferment fréquemment de la résine ; ce fait, comme le précédent, ne semble-t-il pas indiquer qu'on se trouve en présence, non pas de produits de désassimilation, mais de substances destinées à être utilisées ultérieurement par la plante?

D'autre part, la composition du latex varie, comme on l'a vu plus haut, d'un groupe à l'autre. Chez les Crozophorinées, les Mercurialinées, les Plukénétiinées, il est de nature tannoïde et j'ai cité plus d'une espèce, dont les laticifères sont remplis d'un tannin, qui s'y dépose en volumineux amas. Chez les *Acalypha*, les *Hippomane*, les *Hura*, les *Euphorbia*, le latex est, au contraire, en majeure partie, formé de résines. Or, c'est précisément, chez les premières, que les parenchymes de réserve sont envahis par le tannin, tandis que les résines forment le contenu cellulaire des plantes citées en dernier lieu.

En d'autres termes, il existe une corrélation étroite entre la nature du latex et le contenu cellulaire des parenchymes, au milieu desquels il circule. Cette corrélation existe de même entre les laticifères de la feuille et le tissu assimilateur, où nous avons constaté bien souvent la présence du tannin, quelquefois celle de produits résineux.

Les relations établies entre les laticifères et certaines parties des parenchymes ne sont pas moins frappantes. J'ai déjà décrit les connexions existant entre les laticifères et les gaines parenchymateuses des nervures foliaires des Euphorbes du sous-genre *Anisophyllum* (1). Dans la tige ou dans le pétiole, une disposition analogue s'y retrouve aussi. Chez quelques espèces (*Euphorbia cyparissias*, *palustris*, *Macaranga digyna*, *Tanarius*, etc.), les laticifères de la moelle ou de l'écorce sont entourés d'un manchon de cellules qui, chez *Macaranga digyna* (fig. 73), sont tellement distinctes des cellules voisines, que tout le système a véritablement l'aspect d'un canal sécréteur. Quant aux cellules de bordure de ce canal, elles contiennent des substances qu'on ne peut guère suspecter d'être des produits de désassimilation. Quelquefois, c'est bien du tannin, de la résine ou du mucilage; mais, le plus souvent, c'est de l'amidon qu'on y rencontre.

Le dispositif anatomique qui vient d'être rappelé, rend donc saisissables les échanges qui se font certainement, entre les laticifères et les parenchymes, et les matériaux échangés sont bien des produits de nutrition.

Quel est le sens de ces échanges? C'est ce qu'il est plus difficile de préciser. Mais il importe peu que le laticifère cède tout ou partie de ses éléments aux tissus environnants, ou que les parenchymes de réserve déversent leur contenu dans le laticifère. Il est même probable que le passage des substances plastiques se fait dans les deux sens, lorsqu'elles

(1) *Ann. Sc. nat.*, XII, 16, p. 241.

quittent les parenchymes de réserve, pour se diriger vers les tissus qui doivent les consommer.

Dès lors les laticifères apparaissent comme la voie par laquelle certains produits de nutrition peuvent être transportés d'un point à l'autre de la plante.

Ainsi donc, et pour nous résumer, le latex est en majeure partie formé de substances ayant une haute valeur nutritive. Ces substances sont de même nature que le contenu des parenchymes de réserve, et se retrouvent aussi, dans le tissu assimilateur des feuilles. Enfin, entre les parenchymes de réserve et les laticifères, d'une part ; entre ces laticifères et le tissu assimilateur, d'autre part, il paraît y avoir communication, échange de substances. Aussi, les laticifères que l'on considère assez généralement comme des appareils excréteurs, me paraissent-ils, chez les Euphorbiacées, jouer plutôt un rôle important, dans la circulation des matières nutritives; et, suivant l'opinion de Trécul, de Schullerus, de Faivre et de Treub, ils me semblent former un système conducteur, destiné à transporter, d'une région à l'autre de la plante, une partie, au moins, des substances élaborées dans les feuilles.

TANNIFÈRES

Que les laticifères soient présents ou non, dans la plante, il existe chez toutes les Euphorbiacées ayant une réserve tannique, et on a vu que c'était là la grande majorité des cas, il existe, dis-je, des tannifères dans l'écorce, le liber et la moelle de la tige, ainsi que dans la feuille. Ces appareils se présentent sous forme de cellules disposées en séries longitudinales, et remplies de tannin.

Dans l'écorce, ces cellules peuvent appartenir au collenchyme ou au parenchyme cortical ; elles sont généralement allongées, dans le sens vertical ; mais alors même que leurs parois longitudinales sont très épaisses, leurs parois trans-

versales sont toujours, au contraire, extrêmement minces (fig. 75).

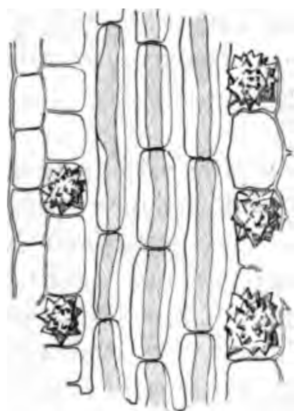


Fig. 75. — *Crotonogyne angustifolia*. Écorce avec tannifères dont le contenu se trouve, sous forme concrète, au centre des cellules.

Si l'on en juge par la minceur de ces parois et la disposition de leur contenu, ces cellules paraissent communiquer facilement de l'une à l'autre.

Dans la zone du liber, ce sont les cellules du parenchyme libérien ou des rayons médullaires, mais toujours des cellules allongées, qui renferment le tannin (Andrachninées). Leurs séries, généralement très longues, peuvent parfois pourtant se réduire à deux ou trois cellules. Dans la moelle, elles ont le plus souvent la forme des autres cellules médullaires.

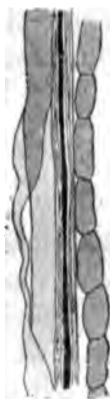


Fig. 76. — *Croton nitrariæ folius*. A droite, un tannifère articulé, séparé de deux laticifères inarticulés par une fibre péricyclique.

Mais, en outre de ces tissus à tannin, dont les éléments ne se distinguent pas autrement de ceux des parenchymes voisins, il existe des appareils plus différenciés, qu'on ne retrouve guère que dans le liber, ou au pourtour du liber et dans la moelle.

Dans *Discocarpus Essequeboensis*, ce sont de longues théories de cellules cubiques, qui diffèrent complètement, par leur forme, des cellules libériennes ou corticales. Dans *Croton nitrariæfolius*, au niveau du péricycle, ce sont des chaînes de cellules courtes et renflées par le tannin qui les remplit (fig. 76). Ailleurs, et notamment dans la moelle, ce sont encore de petites cellules cubiques, se distinguant aisément des larges cellules médullaires, aussi bien

par leur forme que par leurs parois transversales très minces (fig. 77, A). Les exemples pourraient être multipliés.

Mais il y a plus. Chaque fois que le tannin est très abondant, dans un organe, lorsqu'il envahit liège et parenchymes divers, les cloisons des tannifères, comme corrodées par le contenu cellulaire, se résorbent et un véritable tube

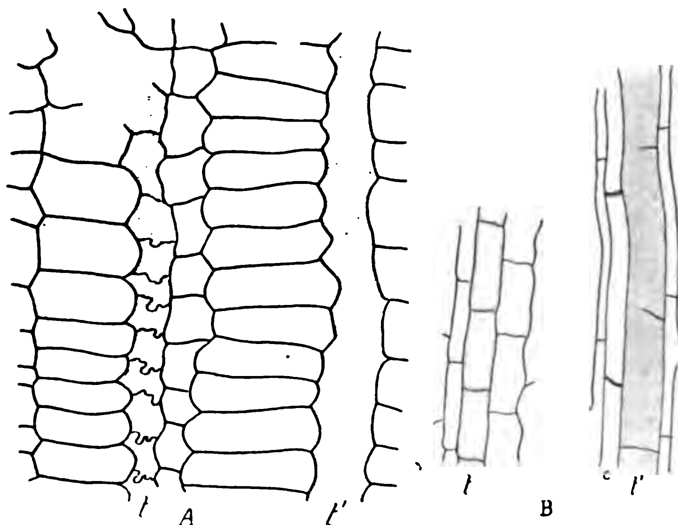


Fig. 77. — A, *Alchornea cordata*; B, *Bischoffia trifoliata*; *t*, tannifères à parois transversales non encore résorbées; *t'*, tannifères à parois transversales résorbées; *c*, tube criblé.

prend naissance (fig. 77, A et B). Parfois les parois transversales seulement disparaissent et il ne se forme qu'un tube étroit. Mais, quelquefois aussi, les cellules de plusieurs systèmes voisins se résorbent, et il se produit alors un vaste canal (*Amanoa javanica*, *Uapaca Heudelotii*, fig. 78).

En outre du tannin qu'ils contiennent toujours, les tannifères peuvent renfermer de l'amidon (*Sauropus compressus*, *Cleidion tricoccum*), du mucilage (*Andrachne aspera*, *A. telephioides*), ou des cristaux de malate ou de malophosphate de calcium (*Uapaca Heudelotii*, fig. 78).

Ces appareils existent dans les organes, simultanément

avec les laticifères, ainsi que nous l'avons déjà dit, et on les trouve souvent côte à côte (fig. 76).

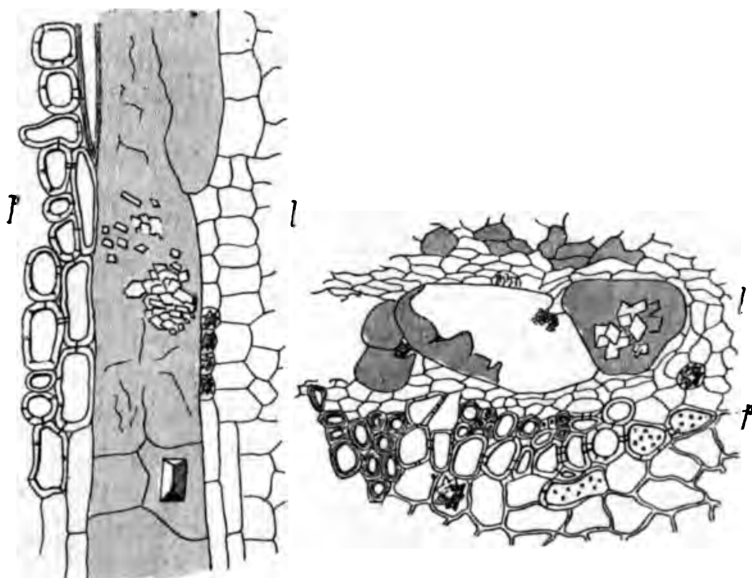


Fig. 78. — *Uapaca Heudelotii.* Grands tannifères formés par dissociation des parois cellulaires. — *p*, péricycle; *l*, liber.

De la tige, les tannifères passent dans les nervures de la feuille, où on les rencontrera dans les mêmes régions : péricycle, liber et tissu médullaire (fig. 79). Comme les laticifères, ils suivent les nervures dans toutes leurs ramifications (fig. 80), et prennent ensuite contact avec les cellules du parenchyme assimilateur, d'après le mode déjà décrit pour les vaisseaux à latex (fig. 80, B). Mais ils paraissent s'arrêter dans leur course, à la face infé-

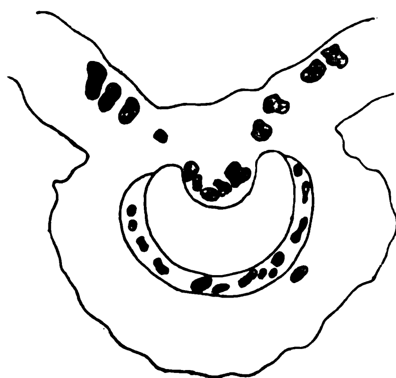


Fig. 79. — *Andrachne cordifolia.* Nervure foliaire avec ses tannifères.

rieure du tissu en palissade, et ne remontent pas jusqu'à l'épiderme, comme cela a lieu pour les laticifères. Je n'ai, du moins, rencontré aucun tannifère, dans cette partie de la feuille.

Les relations entre les tannifères et le tissu assimilateur,

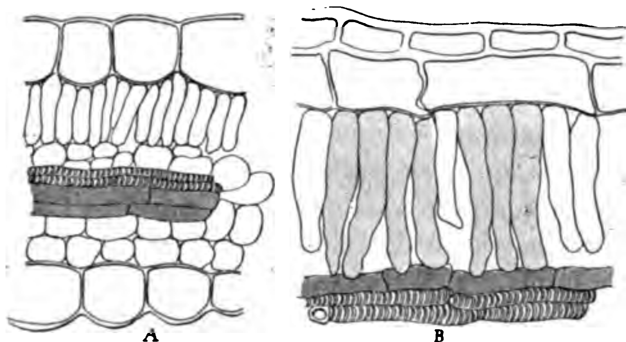


Fig. 80. — Tannifères dans le mésophylle, longeant les dernières ramifications des nervures. — A, *Andrachne telephioides*; B, *Glochidion littoralis*. En B, les cellules à tannin du tissu en palissade, plus longues que les autres se mettent en communication avec le tannifère.

rappellent donc, par plus d'un côté, celles que nous avons constatées, à propos des laticifères et conduisent à la même conclusion: que les échanges sont au moins possibles, entre l'un et l'autre, et que le tannin, presque toujours accumulé dans le parenchyme en palissade, passe de là dans les tannifères, où on le retrouve avec les mêmes caractères, les mêmes réactions.

Quant au rôle des tannifères, il est plus difficile à déterminer. Est-on en présence de simples appareils de réserve, ou d'appareils de circulation, comme les laticifères? Il est certain que l'anatomie seule est impuissante à répondre à une telle question.

La seconde hypothèse paraît pourtant la plus vraisemblable, si l'on en juge par les analogies existant entre les tannifères et les laticifères, analogies qui portent sur leur contenu, sur leur situation dans les organes, et sur leur structure anatomique.

Leur contenu est bien souvent le même, puisque c'est aussi du tannin que renferment les laticifères des Crozophorinées, des Mercurialinées, des Plukénétiinées. Leur situation est homologue, car ils sillonnent la plante, dans toute sa longueur, pour aller se terminer dans le parenchyme chlorophyllien, et que, cantonnés le plus souvent dans le liber, ou autour du liber, ils suivent côte à côte, dans leur trajet, d'autres appareils conducteurs, les laticifères et les tubes criblés.

Leur structure anatomique les rapproche tellement les uns des autres, qu'il est parfois difficile de les distinguer. Si, en effet, comparé à ce que nous appelons tannifères, le laticifère inarticulé de l'Euphorbe ou du Croton garde toute son autonomie, il n'en est plus de même du laticifère pluricellulaire et en particulier du laticifère articulé proprement dit.

Entre le laticifère articulé régulier d'un *Acalypha* et le tannifère d'un *Croton* (fig. 76) ou d'*Agrostistachys longifolia*, il n'y a aucune différence, pas plus qu'il n'y en a entre le tannifère de *Bischoffia trifoliata* (fig. 77, B) et le laticifère de *Crotonogyne angustifolia* (fig. 71); entre le tannifère de *Uapaca Heudelotii* (fig. 78) et le laticifère de *Mallotus ricinoides* (fig. 72).

Il existe donc, chez les Phyllanthoïdées, — et les *Uapaca*, les *Bischoffia*, en font partie, — chez lesquelles la présence des laticifères n'a pourtant jamais été signalée, des appareils tout à fait analogues à ceux-ci, par leur structure anatomique, aussi bien que par la nature de leur contenu.

A tout prendre même, il est préférable de ne faire aucune distinction entre tannifères et laticifères, et, mettant à part, leur rôle physiologique présumé, de considérer les Euphorbiacées comme pourvues, pour la plupart, d'appareils où s'accumulent soit des produits tannoïdes, soit des produits résineux, appareils fort variables de forme et d'aspect, et qui se trouvent représentés à tous les degrés de développement.

Sous sa forme la plus simple, le système dont il s'agit est constitué par une série cellulaire dans laquelle le contenu peut passer d'un élément à l'autre, c'est le type *Acalypha* (fig. 81, *a*), à côté duquel on peut placer le type *Aleurites* (*b*) à cellules d'inégale longueur, et le type *Maracanga digyna* (liber) (*c*) qui, plus différencié que le précédent, offre des tubes d'une certaine longueur, à côté de petites cellules. Par disparition

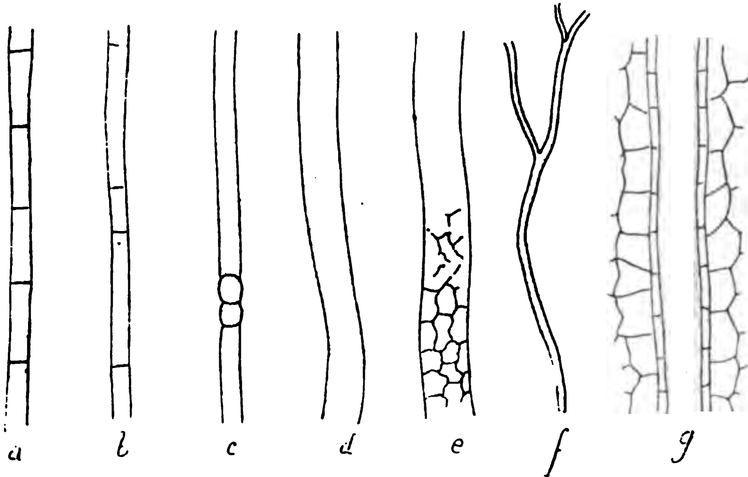


Fig. 81. — Les diverses formes de laticifères et de tannifères chez les Euphorbiacées.

complète des parois transversales on obtient le tube ininterrompu d'*Alchornea cordata* (*d*).

De larges tubes peuvent aussi prendre naissance par la résorption d'agglomérations cellulaires du type *Mallotus ricinoides* ou du type *Uapaca Heudelotii* (*e*). Enfin, le laticifère inarticulé des Euphorbes réalise la forme la plus parfaite du système. Représenté dans la plante, dès la période embryonnaire il demeure, par la suite, invariable dans sa structure. Ce laticifère peut être rencontré à deux degrés de développement : sous l'aspect de simple vaisseau : c'est le type *Euphorbia Characias* par exemple (*f*), ou sous la forme d'un vaisseau entouré d'une gaine de petites cellules, c'est-

à-dire avec l'apparence du canal sécréteur; c'est le type *Maracanga digyna* (moelle) (*g*).

Mais, tandis que le laticifère inarticulé, la forme la plus différenciée du système, s'est étendu à des groupes entiers et entièrement homogènes, comme les Euphorbiées et les Crotonées, ailleurs, des espèces fort voisines possèdent, par contre, des formes dont la structure est des plus variables. En dépit des affinités qui unissent les *Crozophora* aux *Crotonogyne* et aux *Manniophyton*, les *Crozophora* sont dépourvus d'appareil tannifère, tandis que les *Crotonogyne*, les *Manniophyton* possèdent de longs tubes à tannin ; *Maracanga Tanarius* et *heterophylla* sont aussi munis de tubes analogues, alors que *Maracanga digyna* contient, à côté de laticifères inarticulés très différenciés, des laticifères nettement articulés ; les cloisons cellulaires ont disparu, dans les tannifères de *Pera ferruginosa*, tandis qu'elles persistent chez *Pera tomentosa*.

A ce point de vue, les plus grandes analogies règnent, entre ces appareils et le liber interne. Ici aussi, l'organe se montre, d'une espèce à l'autre, à des états très différents ; ici aussi, il s'est étendu à tout un groupe fort homogène, les Crotonées.

Ce sont, les uns et les autres, des appareils additionnels dont la principale caractéristique est de s'élever à des niveaux très divers de développement selon les espèces, et suivant des causes dont la nature nous échappe. Il est certain que ce n'est pas avec de tels caractères qu'on peut établir une classification, ni rechercher des affinités.

Il nous reste maintenant à résumer les observations qui viennent d'être décrites, sur la morphologie des tannifères.

C'est des laticifères pluricellulaires qu'ils se rapprochent le plus. Comme eux, ils sont formés, à l'origine, de séries longitudinales de cellules. Ils restent à cet état, dans un grand nombre de cas ; mais, parfois aussi, par résorption des parois cellulaires, ils se transforment en larges tubes.

Comme les laticifères, ils siègent surtout dans l'écorce et le liber, ou bien encore dans la moelle.

De la tige, ils passent dans la feuille, en suivant les faisceaux libéro-ligneux ; ils longent ensuite les nervures du limbe foliaire, dans toutes leurs ramifications, pour aller se répandre dans le mésophylle, et prendre contact avec les éléments du parenchyme assimilateur.

Dans la feuille, ils sont toujours formés de séries cellulaires, dont les parois transversales ne se résorbent en aucun cas.

Enfin, on vient de voir quelles variations remarquables de structure ils peuvent présenter, d'une plante à l'autre.

DEUXIÈME PARTIE

ANATOMIE COMPARÉE

PLATYLOBÉES

Les Platylobées ont un embryon pourvu de larges cotylédons. Elles comprennent les Phyllanthoïdées qui, dans chaque loge de l'ovaire, possèdent deux ovules et les Crotonoïdées qui n'en renferment qu'un seul.

PHYLLANTHOÏDÉES

Les caractères anatomiques des Phyllanthoïdées sont les suivants :

Les laticifères proprements dits et le liber interne font défaut. Par contre les tannifères sont toujours très nombreux et forment quelquefois de longs tubes, par suite de la dissociation de leurs membranes cellulaires. Les parenchymes, comme les sclérenchymes, contiennent beaucoup de tannin. Les poils sont peu développés. La feuille est, d'une manière générale, munie de réservoirs aquifères volumineux, formés par les cellules épidermiques, ou par des cellules situées immédiatement au-dessous de l'épiderme.

PHYLLANTHÉES

Andrachninées. — Dans la *tige*, l'épiderme est muni d'une cuticule épaisse, et les cellules, qui se prolongent souvent en grandes papilles, forment parfois aussi des

poils unisériés. Le liège est presque toujours d'origine sous-épidermique, à parois internes généralement sclérifiées (*Savia*, *Amanoa*, *Actephila*, *Petalodiscus*, *Discocarpus*). L'écorce renferme, en abondance, du tannin, surtout dans ses cellules externes, et, fréquemment, des cristaux d'oxalate de calcium (*Lachnostylis*, *Andrachne*). Le péricycle est tantôt entièrement fibreux, tantôt formé de fibres et de cellules scléreuses (*Savia*, *Petalodiscus*, *Amanoa*, etc.). Les fibres ne sont lignifiées qu'à l'extérieur de la paroi, tandis qu'il existe partout une membrane interne, cellulosique. Dans quelques cas les cellules scléreuses contiennent des rhomboèdres d'oxalate de calcium (*Savia*). Le liber forme, le plus souvent, une zone étroite, autour du bois, et est rarement délimité en faisceaux. C'est le plus souvent un liber entièrement cellulosique. Quelques genres cependant possèdent du liber scléreux, sous forme d'îlots de fibres, à lumen punctiforme. Sous la zone libérienne, s'étend un anneau continu de bois, sans rayons parenchymateux. Le sclérenchyme en est très consistant, formé de fibres à parois très épaisses et à lumen punctiforme, surtout dans les *Savia* et les *Amanoa*. On trouve très fréquemment des produits tannoïdes, dans les vaisseaux. La moelle est toujours scléreuse, quand elle est d'un certain âge et ses cellules renferment fréquemment de l'oxalate de calcium, sous forme de macles ou de rhomboèdres isolés.

Le caractère prédominant du groupe est la présence de nombreux tannifères, parmi les éléments scléreux de la zone péricyclique, dans le liber et dans la moelle. Ces tannifères sont formés de plusieurs cellules, en séries longitudinales et qui, dans la zone périphérique et le liber se différencient, par leur longueur, des cellules voisines. Dans la moelle, leur longueur est la même que celle des cellules médullaires, et les tannifères ne s'en distinguent que par leur contenu brun, ou bien, lorsque la tige est âgée, et la moelle scléreuse, par la minceur de leurs parois, qui demeurent cellulosiques.

Le tannin est parfois tellement abondant que pour le contenir, les tannifères contigus du liber se fusionnent pour former de vastes canaux où il vient s'accumuler.

Dans tous les parenchymes, l'oxalate de calcium est aussi fréquent que le tannin. On a vu qu'il pouvait exister aussi, dans les cellules scléreuses du péricycle ou de la moelle. Ce sont presque toujours des rhomboèdres isolés; plus rarement des macles, et, quand elles existent on peut les voir côte à côte, dans un même tissu, avec les cristaux rhomboédriques.

La *feuille* possède, dans ses nervures principales, un système libéro-ligneux formant un seul arc, ou un anneau aplati, sur la face supérieure. Le péricycle qui l'accompagne est disposé d'une façon analogue. Le tissu séparant le système conducteur des épidermes, peut être parenchymateux ou collenchymateux ; mais il est toujours abondamment pourvu de substances tannoïdes. Les tanifères sont nombreux dans la nervure, comme dans la tige. Ils siègent, ici encore, dans le liber, la zone péricyclique et le tissu médullaire, c'est-à-dire à l'extérieur et à l'intérieur du cercle libéro-ligneux, si le système conducteur est annulaire, ou bien au-dessous et au-dessus, s'il est en forme d'arc. Les cellules du parenchyme chlorophyllien renferment presque toujours du tannin, en même temps que des grains de chlorophylle. Mais c'est surtout dans les assises sous-épidermiques (en palissade ou non) que le tannin s'accumule. Certaines cellules subissent même une véritable différenciation, par suite de la grande quantité de produits tannoïdes qu'elles contiennent ; elles deviennent beaucoup plus volumineuses que les autres, et constituent ainsi de véritables cellules de réserve.

Les petites nervures circulant dans le mésophylle sont, d'une manière générale, entourées d'un sclérenchyme fibreux développé et occupent, à peu près entièrement, l'épaisseur comprise entre les deux épidermes. Ce sclérenchyme se réduit, chez les plus petites de ces nervures, à une série de

fibres, situées au-dessous et au-dessus du faisceau libéro-ligneux. Le grand développement et la disposition de ce tissu de soutien, sur toute l'étendue de la feuille, contribuent non seulement à sa rigidité, mais encore à maintenir écartés les deux épidermes, et largement ouvertes les lacunes du mésophylle. Des cellules sériées, contenant chacune un petit cristal d'oxalate de calcium suivent, en outre, la nervation de la feuille, dans toutes ses ramifications. On les aperçoit nettement, surtout sur la face supérieure, en examinant la feuille par transparence et, dans une coupe transversale, on les voit, entre les massifs fibreux et les épidermes (fig. 35). Les tannifères signalés dans la zone péricyclique, le liber et le tissu médullaire de la nervure principale, accompagnent également celle-ci dans toutes ses ramifications. On les reconnaît toujours aux caractères déjà signalés, à propos de la tige. Ce sont de longues et étroites cellules, chargées d'un contenu brun foncé ou jaune clair, tannoïde ou mucilagineux, et disposées en séries longitudinales. Lorsque les derniers ramuscules des nervures se réduisent à quelques vaisseaux ou à quelques fibres, il n'est pas rare de les voir côtoyant les uns ou les autres (fig. 80), sillonnant ainsi la région moyenne de la feuille, et longeant, sous l'assise en palissade, les longues cellules qui la constituent.

Des cellules-réserves, à tannin, forment parfois un véritable tissu entourant, sous forme d'une gaine, les faisceaux fibro-vasculaires ou tapissent, d'une assise de grosses cellules, les cloisons fibreuses qui maintiennent les épidermes (*Discocarpus*).

Remarque. — Dans tous ces groupes, seul le genre *Andrachne* se différencie des autres par certains caractères de la feuille. Cette différenciation est toutefois d'ordre secondaire, et la structure anatomique est homologue dans ses grandes lignes, chez toutes les Andrachninées, comme d'ailleurs dans toute la tribu des Phyllanthées. L'absence d'un péricycle scléreux, dans les nervures foliaires des

Andrachne, est la principale caractéristique de ce genre ; partout ailleurs, dans les genres étudiés, les nervures principales, aussi bien que leurs plus petites ramifications portent, au-dessus et au-dessous, du sclérenchyme qui rejoint les deux épidermes.

Certains genres sont adaptés aux régions sèches, ainsi qu'en témoignent les caractères anatomiques particuliers de leurs feuilles. Chez les *Discocarpus* et les *Amanoa*, l'action du milieu tend à se porter sur les épidermes, qui sont souvent scléreux. Les *Discocarpus* sont, de plus, curieux par leurs cloisons de sclérenchyme, qui soutient les deux épidermes et maintient, en même temps béantes les grandes lacunes du parenchyme chlorophyllien, et par leur écorce, sclérifiée comme leur liège. Le genre *Pseudolachnostylis* n'est qu'un *Lachnostylis* adapté à la sécheresse. Les caractères sont à peu près les mêmes, sauf qu'il possède, comme les *Discocarpus* d'ailleurs, une gaine de cellules-réserves, autour de tous ses faisceaux, ce qui est généralement l'indice d'une vie xérophille.

Phyllanthinées. — On ne rencontre pas, chez les Phyllanthinées, de genres aussi profondément modifiés par l'adaptation que les *Pseudolachnostylis*, les *Discocarpus*, les *Amanoa* dont il vient d'être question. Mais, tout en exerçant son influence avec moins d'intensité, le milieu a, néanmoins, fait naître, dans ce groupe, une série de caractères bien nets, presque constants, qui les différencient des Andrachninées.

La structure générale, en ce qui concerne surtout les tanifères et les faisceaux libéro-ligneux, est celle qui a été décrite, pour l'ensemble des Phyllanthoïdées.

L'épiderme de la *tige* est souvent muni de papilles, dans les *Phyllanthus* en particulier. Il possède, fréquemment aussi, des poils unisériés, rameux quelquefois. Le liège est, le plus souvent, à parois minces et formé de cellules tabulaires. L'anneau scléreux péricyclique peut contenir ou non

des cellules pierreuses cristalligènes. Dans quelques espèces, le liber est divisé en faisceaux, séparés par des rayons médullaires unisériés, qui sont la continuation de ceux du bois, et se laissent facilement distinguer, soit par le tannin, soit par les cristaux ou les macles d'oxalate de calcium qu'ils contiennent.

C'est là, on l'a vu, un caractère presque général, chez les Euphorbiacées, mais qui revêt ici une grande netteté. Dans les faisceaux libériens, se montrent quelquefois des îlots fibreux de liber scléreux, chez les *Glochidion*, en particulier; et, en outre des concrétions calcaires qui viennent d'être signalées, dans les rayons médullaires, les macles ou les rhomboèdres sont généralement nombreux, au sein même du liber.

Le tannin et l'oxalate de calcium sont très abondants aussi dans les autres tissus, surtout dans l'écorce et dans la moelle. L'oxalate de calcium s'y trouve cristallisé, sous forme de grosses macles qui, dans l'écorce, sont disposées, tout comme dans le liber, en séries longitudinales.

Les faisceaux libéro-ligneux de la *feuille* sont presque constamment groupés en un seul arc, dans les nervures principales, et le péricycle, au lieu d'être formé de fibres, est presque toujours représenté par un arc de collenchyme. Parfois même, il n'est pas du tout différencié (*Leptonema*). Cela n'empèche pas les petites nervures de posséder, au-dessous de leur faisceau libéro-ligneux, un massif de sclérenchyme contribuant puissamment au soutien de la feuille. C'est donc seulement dans les nervures principales que ce sclérenchyme est remplacé par du collenchyme. Enfin, ce caractère si fréquent chez les Andrachninées de nervures secondaires encadrées sur leurs faces supérieure et inférieure de faisceaux fibreux se retrouve dans le genre *Securinega*, et ces massifs fibreux sont, ici encore, accompagnés de cellules cristalligènes sous-épidermiques.

Les épidermes ont des caractères à peu près constants. Leur cuticule est chagrinée. Examinés en surface, ils se

montrent formés de petites cellules à parois rectilignes et amincies, sauf cependant, chez les *Sauropus*, où les parois sont sinueuses.

Dans un très grand nombre de cas, les cellules épidermiques sont convexes vers l'extérieur, ou même prolongées en vraies papilles, à membrane parfois très épaisse (*Phyllanthus*).

Quant aux stomates, on ne les trouve que sur la face inférieure des feuilles et, sauf dans le genre *Leptonema*, ils sont dépourvus de cellules annexes.

Le mésophylle est en général hétérogène et le tissu en palissade, bien différencié, est souvent formé de longues cellules (*Glochidion*).

Le tannin est abondamment répandu dans les diverses régions de la feuille, y compris les épidermes. L'oxalate de calcium y est aussi richement distribué ; on le rencontre quelquefois dans l'épiderme supérieur ou dans le tissu en palissade ; toujours, dans le parenchyme lacuneux, où il est concrété en grosses et nombreuses macles.

Les *Securinega* offrent une structure assez variable. La présence d'un liège dont les parois internes sont parfois épaissies, d'un péricycle qui peut contenir des cellules scléreuses cristalligènes, d'un liber scléreux chez certaines espèces : tels sont les seuls faits importants à retenir à propos de leur tige. Dans les nervures principales de la feuille, on trouve tous les passages, depuis le péricycle collenchymateux jusqu'à l'arc scléreux très consistant. Quant au système conducteur, il est constitué par un arc simple.

L'anatomie des *Flüggea* est très peu différente. Les seuls caractères distinctifs portent sur la feuille.

Dans la feuille, les nervures sont toujours très saillantes, sur la face inférieure ; l'épiderme supérieur contient des macles, dans de nombreuses cellules, et le mésophylle ne renferme généralement qu'une assise en palissade. Le tannin paraît également moins abondant dans les divers tissus que dans le genre précédent.

Les *Phyllanthus* ont des caractères beaucoup plus nets. D'après Moeller (1), le liège naît dans les *Phyllanthus* d'une assise génératrice, généralement située assez profondément dans l'écorce, dont la région interne est munie de cellules scléreuses. Ces cellules scléreuses, pourvues de nombreux pores, contiennent, pour la plupart, des cristaux. Le liber ne renferme jamais de sclérenchyme, mais possède, par contre, des séries longitudinales de petites cellules à parois minces (*Kammerfasern*), dont chacune contient un petit cristal. Le parenchyme libérien est, de plus, formé de cellules à parois résistantes et largement ponctuées.

Les observations que j'ai faites moi-même sur les *Phyllanthus* peuvent être ainsi résumées :

L'épiderme de la tige est souvent muni de fortes papilles ou de poils unisériés et rameux, qu'on retrouvera dans la feuille. A part quelques exceptions, le liège est d'origine sous-épidermique et à parois minces. Le parenchyme cortical est peu étendu, mais contient, en abondance, des macles et du tannin.

Le péricycle est formé d'îlots fibreux épais, délimitant nettement chaque faisceau, et contenant, vers l'extérieur, des cellules plus ou moins sclérifiées, entièrement minces parfois et dans lesquelles se trouvent de gros cristaux d'oxalate de calcium. Ce sont là, sans doute, les cellules cristalligènes dont parle Moeller, bien qu'il leur assigne, comme situation, la région interne de l'écorce. Les rayons médullaires séparant les faisceaux du liber sont formés d'une série ou de deux séries radiales de cellules, contenant tantôt du tannin ou du mucilage, tantôt des cristaux ou des macles. Le tracé des faisceaux libériens est donc des plus distincts, grâce à cette disposition. Vers l'extérieur, les rayons médullaires s'élargissent, entre les îlots fibreux péricycliques.

Les faisceaux libériens, eux-mêmes, sont formés de

(1) Moeller, *loc. cit.*, p. 295.

petites cellules dont plusieurs, disposées en séries longitudinales, contiennent des cristaux. Ce sont les *Kammerfasern* de Moeller. Quant à la moelle, elle est généralement scléreuse et pourvue de grosses macles.

Les nervures principales de la feuille ne possèdent qu'un petit arc libéro-ligneux, sous lequel se trouve un péricycle qui est tantôt fibreux, tantôt collenchymateux et toujours entouré de cristaux. Les épidermes portent, comme dans tous les genres voisins, une cuticule chagrinée, et sont souvent munis de poils unisériés et rameux.

On a vu qu'un des caractères les plus remarquables des *Phyllanthus*, était la présence, dans leurs feuilles, d'énormes cellules épidermiques, véritables ampoules où l'eau vient s'accumuler (fig. 45, A).

Les papilles sont également fréquentes, soit seulement sur la face inférieure de la feuille, soit sur les deux faces. Dans ce dernier cas, elles sont toujours plus nombreuses sur la face inférieure. Les stomates sont petits et sans cellules annexes.

L'oxalate de calcium est très abondant dans le mésophylle, mais ne se rencontre plus dans les épidermes. Dans le tissu en palissade, on le trouve fréquemment sous forme de gros rhomboèdres à arêtes concaves. Dans le tissu lacuneux, il est représenté par des macles volumineuses et toujours en grand nombre.

On se rappelle, enfin, la structure anatomique des cladodes qui, dans la section *Xylophylla*, remplacent les feuilles.

La présence fréquente du liber scléreux est le seul caractère que l'on puisse assigner à la tige des *Glochidion*.

L'épiderme supérieur de la feuille, examiné en surface, est formé de cellules polygonales régulières, à parois épaisses; en coupe transversale, les cellules sont tabulaires, et dédoublées en deux assises. C'est là un caractère presque constant dans tout le genre.

L'épiderme inférieur est formé de cellules moins régu-

lières, plus petites et à parois minces, sauf pour celles qui forment des papilles, très fréquentes aussi, chez les *Glochidion*. C'est sur cet épiderme seulement que se trouvent distribués les stomates dans la plupart des cas.

Le tissu en palissade est caractéristique par ses longues cellules, et le parenchyme lacuneux, par ses fibres disséminées à travers les cellules ou groupées en massifs, sous les faisceaux des petites nervures.

Dans les nervures principales, comme dans le mésophylle, le tannin est toujours très abondant.

En ce qui concerne les *Breynia*, la feuille, avec son péricycle collenchymateux et ses papilles épidermiques, fournit des caractères très constants.

Le genre *Sauropus* se rapproche beaucoup des *Breynia*, ses caractéristiques principales sont les suivantes : parenchyme cortical réduit à trois ou quatre assises de cellules munies de grosses macles; péricycle homogène toujours fibreux. Les épidermes se distinguent par leurs grandes cellules à parois sinueuses et minces, et les nervures, très saillantes sur les deux faces, forment, sur la coupe transversale, des ailettes assez caractéristiques.

Remarque. — Ainsi qu'on vient de le voir, c'est surtout par les épidermes, et par les changements de forme des cellules épidermiques, que les Phyllanthinées réagissent contre le milieu. Le système pilifère est, en somme, fort peu développé, et les poils unisériés, plus ou moins rameux, que l'on observe chez quelques espèces ne paraissent pas pouvoir lutter d'une façon bien efficace contre la dessiccation. Cette résistance s'effectue, au contraire, par l'épaississement de la cuticule et la formation de grandes ampoules aquifères, chez les *Phyllanthus*, ou par l'apparition de papilles, dans la plupart des plantes de ce groupe. Ce sont là des caractères bien nets.

Drypétinées. — Les Drypétinées forment un ensemble

très homogène, grâce à quelques caractères très nets et constants dans tout ce groupe.

Dans la *tige*, le péricycle est formé de cellules scléreuses et de fibres. Les cellules scléreuses sont grandes, nombreuses et contiennent de gros rhomboèdres d'oxalate de calcium. Le liber est divisé en petits faisceaux, par des rayons unisériés, qui sont le prolongement de ceux du bois et renferment des cristaux ou des macles.

Dans les faisceaux libériens se trouvent de petits îlots fibreux, cantonnés généralement tout près du bois.

Dans la *feuille*, les nervures sont formées d'un anneau ou d'un arc libéro-ligneux; mais cet anneau ou cet arc est toujours entouré d'un cercle complet de fibres péricycliques enveloppées, à leur tour, par une gaine de cellules cristalligènes. Le péricycle fibreux et la gaine ont leurs homologues dans les petites nervures sillonnant le limbe. On les trouve. en effet, toujours munies de deux massifs fibreux situés, l'un au-dessus, l'autre au-dessous d'un faisceau lébéro-lineux, et le massif fibreux supérieur est surmonté de cellules cristalligènes. Ce caractère est des plus fréquents, on l'a vu, chez les Andrachninées. Les épidermes foliaires ne sont pas moins caractéristiques que les nervures. Leurs cellules sont très souvent volumineuses. Examinées en surface, elles offrent des parois assez régulières, qui, d'espace en espace, présentent des parties amincies, correspondant à une sorte de sillon creusé sur les parois latérales. Dans la coupe transversale, on constate que ces sillons sont plus ou moins profonds, ont des directions fort variables et sont séparés les uns des autres par des piliers ou saillies (fig. 40). Les stomates qui ne siègent généralement que sur la face inférieure sont volumineux, ronds, et se trouvent pris entre deux cellules très étroites (même figure).

Parmi les divers genres que comprend cette tribu, les *Cyclostemon* se laissent surtout caractériser par leur nervure foliaire qui possède, du côté inférieur, de grosses fibres

rondes, à parois très épaisses, disséminées dans le parenchyme sous-épidermique (fig. 30). Ces fibres ne naissent qu'à une certaine période du développement de la feuille, de sorte que, suivant les endroits où les coupes sont faites, on peut très bien ne pas les rencontrer.

Les *Hemicyclia* sont remarquables par leurs petites nervures étendant, en lames étroites, leur sclérenchyme jusqu'aux épidermes, et formant ainsi, au milieu du mésophylle, des cloisons de soutènement pour ces épidermes.

Leur tissu lacuneux est toujours lâche, et ce caractère, comme nous l'avons remarqué déjà, est en relation avec le précédent.

Remarque. — Des Drypétinées ont plusieurs points de contact avec les Andrachninées et les Phyllanthinées, mais se rapprochent davantage pourtant des premières. Comme celles-ci, elles possèdent, dans leur tige, un péricycle à cellules scléreuses cristalligènes, — caractère qui se rencontre d'une façon moins constante et avec beaucoup moins de netteté chez les Phyllanthinées, — comme celles-ci également, leur feuille renferme de petites nervures encadrées par des massifs fibreux, sur les faces supérieure et inférieure, et ces amas de fibres sont surmontés de petits cristaux.

Quant aux nervures principales, leurs faisceaux libéroligneux sont inclus dans un péricycle fibreux. On a vu que c'était là également, sauf pour le genre *Andrachne*, un caractère constant des Andrachninées. Enfin, les cloisons fibreuses de soutien des *Hemicyclia*, destinées à maintenir largement ouvertes les grandes mailles d'un parenchyme lacuneux, toujours très lâche, sont un nouveau lien de parenté entre les Drypétinées et les Andrachninées, parmi lesquelles les *Discocarpus* se font remarquer par la présence de ce caractère adaptationnel.

C'est surtout par la structure de l'épiderme foliaire qu'il y a rapprochement de ce groupe avec les Phyllanthinées. Comme chez les *Phyllanthus*, les cellules de l'épiderme

supérieur sont fréquemment d'un grand volume (*Hemicyclia*, *Sibangea*, *Putranjiva*), de façon à constituer, pour la feuille, une réserve d'eau. Ce caractère est même encore plus accusé, dans le genre *Petalostigma*, où l'épiderme est divisé en deux assises, l'une externe, étroite et contenant du tannin, l'autre interne, dont les cellules, renflées en ampoules, renferment de l'eau.

Si, donc, certains caractères profonds établissent une parenté assez étroite entre les Drypétinées et les Andrachninées, les caractères de l'épiderme foliaire les rapprochent aussi des Phyllanthinées.

Antidesminées. — La présence de poils en écusson sur la tige, le pétiole et la feuille est un des principaux caractères distinctifs des Antidesminées. Quelques autres caractères généraux sont intéressants aussi à signaler. La sclérose des tissus est poussée encore plus loin que chez les groupes précédemment décrits ; les grands sclérites contenant de gros rhomboèdres d'oxalate de calcium, sont ici extrêmement fréquents. Dans la tige, l'écorce entière peut être sclérifiée, et formée de grosses fibres et de cellules scléreuses à cristaux (*Aextoxicon*). Ces mêmes cellules se retrouvent dans le liber scléreux qu'on peut considérer comme constant, et qui est particulièrement développé dans les genres *Aextoxicon Baccaurea*, *Hieronymia*, *Hymenocardia*, où il contient des sclérites cristalligènes, à côté de fibres. Au point de vue de sa configuration, le liber présente aussi des caractères intéressants. Il est formé de faisceaux que séparent de grands rayons médullaires composés de plusieurs séries de cellules. Ces rayons, qui sont en continuité avec ceux du bois, s'élargissent vers l'extérieur, de sorte que les îlots péricycliques adossés aux faisceaux libéro-ligneux sont séparés les uns des autres par un assez grand intervalle. Leurs cellules contiennent, le plus souvent, du tannin ou de gros cristaux, maclés dans certains cas, et, vers l'exté-

rieur, se sclérifient plus ou moins pour se confondre avec celles du péricycle, dont on les distingue cependant, assez facilement. Les faisceaux libériens possèdent, en outre, de petits rayons formés de cellules unisériées, dont chacune contient une petite macle ou un cristal d'oxalate de calcium. Cette disposition du liber, telle qu'elle vient d'être décrite, aussi bien en ce qui concerne la configuration des faisceaux, que la présence du liber scléreux, est particulièrement nette dans les genres *Aextoxicon* (fig. 16), *Hieronymia*, *Aporosa*, *Baccaurea*.

Les nervures principales de la feuille sont munies d'un anneau complet ou, simplement, d'un arc libéro-ligneux ; mais, le péricycle, généralement fibreux, entoure complètement le système conducteur. Quant aux petites nervures, disséminées dans le mésophylle, elles sont, d'une façon fréquente, encadrées sur la face supérieure comme sur la face inférieure des massifs fibreux caractéristiques que l'on connaît, surmontés de cellules cristalligènes.

Les épidermes rappellent beaucoup ceux des *Phyllanthus*. Quelquefois munis de papilles, ils sont très souvent formés sur la face supérieure de grandes cellules où l'eau peut s'emmagasiner. Ces cellules épidermiques deviennent particulièrement volumineuses chez les *Antidesma* ; elles demeurent au contraire petites chez les *Aporosa*, mais sont remplacées, dans leur fonction physiologique, par d'énormes cavités situées entre l'épiderme et le tissu en palissade (fig. 45, C).

Les genres *Aextoxicon* et *Hieronymia* ont comme caractéristique : l'abondance de poils en écusson, sur la tige aussi bien que sur la feuille.

Les *Baccaurea* se font remarquer par le grand développement de leur liber scléreux.

Les *Antidesma* forment un genre très homogène et bien caractérisé. C'est un des rares genres où le liège ait toutes ses parois cellulaires sclérifiées. L'écorce renferme, parfois

aussi, des cellules scléreuses et, dans ce cas, le liège est exceptionnellement à parois minces.

Le péricycle comme le liber scléreux est formé d'îlots fibreux, sans cellules scléreuses.

On ne trouve plus ici des poils en écusson, mais des poils longs et unisériés.

L'épiderme supérieur de la feuille est formé de grandes cellules, souvent en forme d'ampoule. Au-dessous de lui courent, dans le mésophylle, de petits faisceaux de soutien exclusivement fibreux. Les petites nervures, enfin, se montrent dans la partie médiane de l'épaisseur de la feuille, sous l'assise en palissade, quand elle existe, et ne s'étendent donc jamais jusqu'aux épidermes.

Toxicodendrinées. — Le grand développement des sclérites cristalligènes, dans l'écorce, le péricycle et le liber scléreux, constaté chez les Antidesminées, ne se retrouve plus dans ce groupe. Si l'on rencontre des sclérites ce ne sera que dans l'écorce, et encore d'une façon peu fréquente. Les poils en écusson font également défaut. Ce sont donc là des caractères différentiels assez nets.

Les *Toxicodendron* forment un genre très homogène, qui se différencie des genres voisins par les caractères suivants :

Le liège est à parois minces. L'écorce est formée d'un parenchyme à cellules rondes remplies d'amidon et de tannin, et contenant aussi de nombreux cristaux d'oxalate de calcium. A ces cellules se mêlent fréquemment des fibres. Les faisceaux libériens renferment un liber scléreux exclusivement fibreux.

Les nervures foliaires sont plongées au sein même du mésophylle et ne sont nullement saillantes à l'extérieur. Les faisceaux, dans les nervures principales, forment un cercle massif, entouré d'un péricycle fibreux peu épais et, dans les petites nervures, sont d'une façon constante entourés de cristaux.

Le type du mésophylle est centrique, avec du tissu en palissade sur les deux faces. Les stomates se trouvent seulement sur la face inférieure de la feuille et sont situés au fond d'une dépression en ampoule limitée, vers l'extérieur, par un rebord de la cuticule qui est très épaisse.

Bischoffiinées. — Le principal caractère anatomique à signaler, dans ce groupe, est la présence — au moins dans *Bischoffia trifoliata*, la seule espèce que j'ai pu étudier — d'un liber scléreux formé d'îlots denses de grosses fibres. Ces fibres sont entourées d'un cercle de cellules contenant de gros cristaux (fig. 14).

BRIDÉLIÉES

La tige des Bridéliées est remarquable par la division du liber en faisceaux distincts ; ce fait vient d'être constaté pour les Antidesminées et les Toxidendrinées. Mais ici, les grands rayons séparant les faisceaux ne contiennent généralement que du tannin, et les faisceaux eux-mêmes sont dépourvus des petits rayons cristalligènes, si nets dans les deux groupes précédents. Le liber scléreux y est, le plus souvent, très développé et affecte la disposition de zones scléreuses, formées seulement de fibres (*Bridelia*), ou de fibres et de sclérites (*Cleistanthus*), et alternant avec des zones de parenchyme à tannin.

Le péricycle contient fréquemment des sclérites à cristaux. Les petites nervures foliaires sont encadrées, sur les deux faces, de massifs fibreux et de cellules cristalligènes, et, contrairement à ce qui a lieu dans les genres précédents, où ce caractère a été mentionné, c'est surtout sur la face inférieure que les cristaux abondent et qu'on peut facilement les apercevoir.

Dans la tige des *Cleistanthus*, les faisceaux libériens sont étroits et les rayons médullaires rapprochés. Les épidermes de la feuille conservent les caractères offerts par les genres

précédents. La lutte contre une transpiration trop active se fait au moyen des grandes cellules de l'épiderme supérieur, dans lesquelles l'eau peut se condenser. C'est là une particularité que l'on retrouve, au moins dans quelques espèces, sinon dans toutes.

La présence de cristaux ou de macles dans les épidermes foliaires, et surtout dans l'épiderme inférieur, est une des caractéristiques les plus intéressantes des *Bridelia*. Ces concrétions cristallines paraissent remplacer, dans leur réaction contre le milieu, les grandes cellules, les ampoules et les papilles épidermiques absentes ici si souvent constatées dans les espèces précédentes. Elles doivent très probablement, s'opposer à la dessiccation, en réfléchissant, vers l'extérieur, une certaine partie des rayons calorifiques. Les faisceaux extérieurs sont larges, et les rayons médullaires, très espacés, par conséquent les uns des autres.

Le bois renferme de gros vaisseaux groupés aussi en faisceaux très nets, que séparent des rayons de sclérenchyme.

DAPHNIPHYLLÉES

Le seul genre qui représente cette tribu offre, comme point de contact avec le groupe précédent, la présence de macles dans les épidermes foliaires. Elles sont particulièrement nombreuses sur l'épiderme inférieur et se trouvent parfois contenues dans de petites cellules différenciées à cet effet, et groupées par deux ou par quatre.

Ce caractère rapproche les *Daphniphyllum* des *Bridelia*. Ils s'en éloignent cependant, par plus d'un côté : d'abord, par leurs faisceaux libériens qui sont très étendus dans le sens du rayon, mais fort étroits dans le sens tangentiel, et séparés par des rayons de cellules unisériées et contenant des macles. Ils en diffèrent ensuite par leur bois, où les fibres sont à large lumen, comme les vaisseaux, et se confondent avec eux.

CROTONOÏDÉES

CROTONÉES

Les Crotonées ont une structure toute spéciale qui fait, de ces plantes, un groupe homogène et très naturel, s'isolant, par plus d'un caractère, des autres Crotonoïdées.

La présence constante de poils volumineux, et toujours nombreux, sur leurs divers organes, est un fait connu depuis longtemps, et ce n'est pas là une des particularités les moins intéressantes de leur organisation. J'ai rencontré, dans les diverses espèces que j'ai eues en main, les formes les plus variées du système pilifère, formes toujours complexes, pluricellulaires, de poils rameux ou en écusson. Ce n'est que par exception que les types simples unicellulaires s'y rencontrent, et encore n'est-ce pas à l'exclusion des premières variétés.

Il est même curieux de suivre, d'une espèce à l'autre, les changements de forme dans l'appareil pilifère et d'y saisir tous les termes de passage, depuis le poil rameux à long pédoncule, jusqu'au poil en écusson ou en bouclier, appliqué sur la surface même de l'organe.

Remarquons aussi que, sur les divers organes d'une même plante, les poils ne sont pas toujours de même nature. Ils peuvent être rameux sur la tige et en écusson sur la feuille. Certaines espèces en particulier sont à signaler, par suite du développement exagéré du revêtement pileux de la feuille. Tels sont les *Julocroton* dont la feuille est couverte, soit sur les deux faces, soit seulement sur la face inférieure, de poils rameux. Ces poils, à très long pédoncule, enchevêtrent leurs branches et forment ainsi une broussaille inextricable qui, à l'œil nu, s'aperçoit comme un léger duvet. Tel est encore *Croton rosmarinifolius* (fig. 51).

Ces poils volumineux sont solidement implantés dans le tissu de la feuille, au moyen de fibres formant une sorte

de squelette à long pédoncule (fig. 50), et traversent quelquefois le mésophylle, de part en part, pour communiquer avec des poils insérés sur l'autre face de la feuille, et diamétralement opposés aux premiers.

Les Crotonées se font en outre remarquer par plusieurs autres caractères tirés de la tige et de la feuille et que nous allons résumer.

L'épiderme de la *tige* porte souvent, à côté des poils tecteurs dont il vient d'être question, des poils glandulaires formés d'une seule cellule renflée en ampoule, et contenant une grosse gouttelette d'huile essentielle. Le liège est presque toujours formé de cellules à parois minces. L'écorce comprend une zone externe collenchymateuse, à grandes cellules, dont un grand nombre contiennent de grosses macles d'oxalate de calcium entremêlées de cristaux.

A côté des cellules cristalligènes, les cellules tannifères sont fréquentes dans le parenchyme cortical. On y trouve aussi, d'une façon constante, des cellules glandulaires qui ne se distinguent des autres qu'en ce qu'elles sont un peu plus grandes, et renferment une substance incolore, ou à peine teintée de jaune clair, toujours très réfringente et qui me paraît être de nature oléo-résineuse. Le péricycle est fibreux, à part quelques exceptions, parmi lesquelles je signalerai *Croton gratissimus*, où l'on trouve, à côté des fibres, des cellules scléreuses cristalligènes.

Il est toujours formé de petits îlots, à l'extérieur desquels on remarque, très distinctement, une gaine de cristaux. Cette gaine se retrouve, d'une manière générale, dans toute la famille des Euphorbiacées, mais elle est particulièrement nette chez les Crotonées.

Le liber, dans lequel les laticifères se distinguent aisément, grâce à leur large section et à leur contenu brun, tannoïde, est divisé en faisceaux, par des rayons médullaires unisériés.

Ces rayons existent aussi dans le bois qui forme un anneau continu, et ils s'élargissent généralement lorsque, après

avoir franchi le liber, ils arrivent au niveau du péricycle. Ils renferment sur tout leur trajet, soit du tannin, soit des cristaux ou, plus rarement, des macles.

Dans tous les cas, leur contenu les rend plus faciles à reconnaître.

S'ils contiennent des cristaux, les cellules cristalligènes forment des files longitudinales. Dans le liber ce sont de petites cellules cubiques, parenchymateuses ; dans le bois, des fibres divisées en compartiments (fig. 17). S'ils contiennent du tannin, c'est aussi dans des séries longitudinales de cellules, — c'est-à-dire dans des tannifères.

Le parenchyme libérien peut contenir, lui aussi, de l'oxalate de calcium ou du tannin, et quelquefois de l'amidon. Toutes les Crotonées possèdent du liber interne. Ce liber forme une zone parfaitement nette, et assez épaisse, autour de la moelle ; c'est là un des caractères prédominants de cette tribu. Comme le liber externe, celui-ci est découpé en faisceaux délimités par des rayons unisériés à cristaux et qui sont en concordance avec les grands faisceaux libéro-ligneux, Mais, tandis que ceux-là sont munis de tubes criblés sur les membranes desquels on peut trouver un ou plusieurs cribles, ceux-ci ne renferment que des tubes très étroits, dont les cloisons transversales sont toujours à un seul crible (fig. 22). Dans *Eremocarpus setigerus*, on observe la grande extension que prend le liber interne au détriment du liber externe, fort réduit. Le premier paraît ainsi suppléer le second, dans sa fonction physiologique.

La moelle est généralement parenchymateuse, à grandes cellules cubiques, qui peuvent cependant devenir scléreuses, à la partie centrale du tissu médullaire, et contiennent de gros cristaux, de l'amidon ou du tannin. Elle renferme, en outre, les mêmes glandes à oléo-résine, déjà signalées, à propos de l'écorce.

Le *pétiole* possède un grand anneau libéro-ligneux passant près de l'épiderme, et une moelle par conséquent très développée. Le liber interne y est généralement réduit et collen-

chymateux. Pour les autres caractères, la structure est analogue à celle de la tige.

Les nervures principales de la feuille renferment quelquefois un seul arc libéro-ligneux; le plus souvent, deux arcs symétriques, l'un par rapport à l'autre, et formant un anneau, autour duquel ne se trouve aucun péricycle apparent.

Chez quelques genres, le péricycle est représenté par des fibres et entouré de la gaine cristalline qu'on a observée dans la tige. Le liber interne se retrouve toujours dans les nervures, et le tissu, qui s'étend sous les épidermes, est généralement collenchymateux.

Les épidermes sont formés de cellules de grandeur moyenne, car la défense contre la dessiccation s'effectue surtout au moyen des poils. Lorsque les poils font défaut sur une des faces de la feuille, on constate seulement un épaississement plus considérable de la cuticule.

L'épiderme inférieur, où sont généralement cantonnés les stomates, porte également des papilles. En outre des grands poils tecteurs caractéristiques, la feuille montre, sur sa surface, aussi bien d'ailleurs que la tige, des poils glandulaires, unicellulaires, renflés en ampoule, dont il a été question. Sous ses épidermes, elle laisse voir de grosses glandes ovoïdes, unicellulaires aussi, à l'intérieur desquelles on aperçoit un amas volumineux, réfringent, qui n'est autre chose, sans doute, que de l'oléo-résine (fig. 64), mais dont les réactions sont toutefois fort peu concluantes.

Enfin, il existe également des glandes mi-partie libres au-dessus de la cuticule, mi-partie incluses dans le mésophylle de la feuille (fig. 57). Les unes et les autres ne sont limitées que par une fine membrane.

Le mésophylle est formé d'une assise en palissade, sous laquelle s'étend le parenchyme lacuneux.

Dans l'assise en palissade, comme dans le tissu lacuneux sont toujours de grosses macles. Celles que l'on aperçoit sous l'épiderme supérieur acquièrent, chez certaines espèces.

une grosseur telle que leur diamètre est presque égal à l'épaisseur de la feuille (*Croton Schimperianus*, *Eremocarpus setigerus*) (fig. 57).

Toutes les Crotonées possèdent des laticifères. C'est encore un de leurs caractères les plus saillants. Mais la présence des laticifères n'exclut pas celle des tannifères si constants chez les Phyllanthoïdées. Les laticifères existent toujours dans le liber, très fréquemment dans l'écorce, la moelle et le liber interne. D'après M. Pax (1), ils seraient d'autant plus développés, d'autant plus nombreux dans l'écorce que celle-ci est plus épaisse. Je n'ai observé aucune relation de ce genre entre les laticifères et le tissu cortical ; mais j'ai pu me convaincre que c'est surtout autour du péricycle qu'ils sont localisés ; c'est là, dans la partie externe du liber, par conséquent, et dans la région interne de l'écorce, que leurs troncs principaux sont disséminés, se ramifiant ensuite dans toute l'étendue de cette écorce, jusque sous l'épiderme (fig. 66) et dans le liber.

Telle est la disposition générale, fréquente. D'autres fois, on les observe aussi dans la moelle et dans le liber interne ; ils occupent alors, ici, une situation homologue de celle qu'ils ont dans le liber externe. C'est en effet au pourtour de la moelle, à la limite de l'anneau libérien, qu'on peut le mieux les caractériser, bien qu'ils donnent aussi des ramifications au sein même du liber ou de la moelle. Enfin, et beaucoup plus rarement on ne les trouve que dans le liber externe (*Croton nitrariæfolius*).

Ces laticifères, remplis d'une substance tannoïde brune, circulent côte à côte, avec les tannifères, dont les cellules toutes égales sont disposées en séries longitudinales (fig. 76). Quelles que soient les espèces étudiées, les tannifères se trouvent partout, dans tous les parenchymes de la tige ; mais les régions où ils sont surtout cantonnés en grand nombre sont précisément celles où l'on rencontre

(1) Pax, *loc. cit.*, p. 395.

aussi les laticifères. Ils sont contigus à ceux-ci au pourtour du liber externe, et bordent le liber interne tout autour de la moelle.

La disposition est la même dans le pétiole. Dans la nervure foliaire, les uns et les autres sont répartis au-dessus et au-dessous du système libéro-ligneux, qu'ils accompagnent ensuite dans toutes ses ramifications. Quant aux laticifères, ils se détachent des faisceaux conducteurs pour franchir l'assise en palissade, dans toute sa hauteur, et la longer ensuite contre l'épiderme.

ACALYPHÉES

Crozophorinées. — Plusieurs caractères anatomiques témoignent de la parenté des représentants de cette tribu, et en font un groupe assez homogène dans lequel cependant les *Crozophora*, avec leurs poils rameux très développés, ont leur autonomie propre.

Les autres genres ont les caractéristiques suivantes : présence de macles dans les épidermes de la tige et des feuilles, et d'un collenchyme sous l'épiderme de la tige, ces deux caractères pouvant être considérés comme constants ; poils écailleux et non rameux, étalés à la surface des organes, tantôt en navette (*Ditaxis*, *Argyrothamnia*), tantôt en écusson (*Crotonogyne*).

Les deux genres *Crotonogyne* et *Manniophyton* sont remarquables par un caractère établissant la transition entre les Chrozophorinées et les Mercurialinées. Ils possèdent de gros laticifères, vraisemblablement formés de séries de cellules, dont les parois transversales se sont résorbées.

Nous retrouverons, chez beaucoup de Mercurialinées, des appareils analogues.

Les *Crozophora* forment un des genres d'Euphorbiacées les mieux caractérisés et où toutes les espèces étudiées ont montré une structure presque identique. Avec leurs grands poils distribués sur la tige et la feuille, ils rappellent

les Crotons, bien que ces poils ne présentent jamais ici que la forme rameuse. Leur *tige* porte donc des poils rameux et à long pédoncule nu, jusqu'à une certaine hauteur, à partir de laquelle s'étendent de nombreux rameaux. L'épiderme renferme habituellement du tannin. L'écorce se compose d'un collenchyme externe très large, entourant une faible zone parenchymateuse, à grosses macles ou à gros cristaux.

Sous cette écorce, s'étend un péricycle fibreux formant un anneau presque complet, mais étroit, et comprenant tout au plus deux rangées de fibres. Ces fibres sont à grande section, à paroi peu épaisse et de forme irrégulière. Le liber est collenchymatoïde et porte, entre ses faisceaux, des rayons unisériés de petites macles. Le bois est représenté par des éléments largement ouverts, qu'il s'agisse des faisceaux ou des fibres. La moelle se compose de grandes cellules parenchymateuses contenant de nombreuses macles. Elle est entourée d'une zone de cellules plus petites, dont les parois sont serrées les unes contre les autres, et qui représente, sans doute, un liber interne rudimentaire.

Les poils rameux de la tige se retrouvent toujours sur la *feuille* qui en est entièrement recouverte. La nervure est toujours très saillante, sur la face inférieure, et porte un grand arc libéro-ligneux surmonté d'un arc plus petit, renversé, par rapport au premier.

Au-dessus, s'étendent quelques assises de collenchyme, au-dessous un parenchyme rempli de macles, que l'on retrouve nombreuses aussi, dans le tissu médullaire. La cuticule est toujours mince, à cause de l'abondance des poils.

Examinés en surface, les épidermes montrent des membranes minces, sinueuses et des stomates sur les deux faces.

Le tissu chlorophyllien comprend une assise de longues cellules en palissade où l'on trouve de grosses macles et, au-dessous, un tissu lacuneux réduit, renfermant aussi des macles nombreuses, mais plus petites.

Ainsi qu'on l'a vu plus haut, les deux genres *Crotonogyne*

et *Manniophyton* possèdent des laticifères. Ce sont de longs et larges tubes à tannin, tantôt continus, tantôt, au contraire, interrompus à des distances fort inégales, par des cloisons qui paraissent s'être résorbées, par endroits, pour former les parties creuses, si l'on en juge par les traces visibles encore de ces parois. Ces laticifères sont répandus dans l'écorce, autour du péricycle, dans le liber et la moelle, et, dans tous ces tissus, on trouve, à côté d'eux, des tannifères formés de séries de cellules toutes égales et dont les membranes transversales persistent (fig. 71, B).

Mercurialinées. — Le caractère prédominant des Mercurialinées est la présence, dans la plupart des genres, de laticifères pluricellulaires pouvant atteindre parfois un très grand développement.

Nous pouvons citer encore comme fait général, ou tout au moins extrêmement fréquent, la présence d'un liège à parois internes épaissies; d'un collenchyme dans la zone corticale externe; de petites nervures encadrées, sur les faces supérieure et inférieure, de massifs fibreux s'étendant jusqu'aux épidermes, et surmontés de cellules cristalligènes qui sont distinctes, surtout vers la face inférieure de la feuille.

Ce dernier caractère est loin d'être particulier aux Mercurialinées, nous avons eu l'occasion de le signaler bien souvent déjà, mais ce qu'il faut remarquer ici, c'est que, comme chez les Bridéliées, les cellules à cristaux se trouvent du côté inférieur de la feuille, tandis que c'est généralement du côté supérieur qu'on les rencontre dans les autres groupes.

Citons enfin la grande abondance des cristaux d'oxalate de calcium, dont nous allons indiquer les principales formes et la répartition, et la présence du liber interne, à divers degrés de développement, suivant les espèces étudiées.

Les genres *Claoxylon*, *Micrococca*, *Erythrococca* sont remarquables par leurs formations cristallines vraiment curieuses, et par le collenchyme qui ne fait jamais défaut, à l'exté-

rieur de l'écorce. Ces formations cristallines ne sont autre chose que de très longs cristaux prismatiques, plus ou moins clivés, sur certaines de leurs arêtes, et que l'on rencontre dans le liber de la tige et de la feuille, ainsi que dans le mésophylle. Dans le liber, chaque cristal remplit entièrement une des longues cellules du parenchyme libérien (fig. 15); dans le mésophylle, ces prismes traversent la feuille, dans toute son épaisseur, allant d'un épiderme à l'autre (fig. 59).

Chez les *Adenocline*, les *Mercurialis*, les *Seidelia* la caractéristique consiste dans la présence d'un système libéro-ligneux discontinu dans la tige. C'est un fait assez rare chez les Euphorbiacées. Au lieu de former un anneau complet, les faisceaux libéro-ligneux sont distants les uns des autres, et séparés par des rayons de sclérenchyme contenus dans la zone ligneuse.

Les *Mercurialis* se font en outre remarquer par leurs macles renfermées dans de petites cellules différenciées de la moelle et disposées en séries longitudinales.

Les *Mallotus*, *Alchornea*, *Lepidoturus* possèdent de gros cristaux rhomboédriques ou dérivés du rhomboèdre dans l'écorce et la moelle. Ces cristaux sont surtout nombreux autour des sclérenchymes, soit contre le péricycle, soit contre les massifs scléreux bordant le liber interne. Leur bois contient également de petits cristaux, logés dans les compartiments superposés de leurs fibres.

Les *Neoboutonia*, *Adelia*, *Adenophædra* se distinguent par leur péricycle muni de cellules scléreuses.

Le tannin, qui est très abondant dans tous les tissus et chez presque toutes les Mercurialinées, se concrète parfois dans des sortes d'ampoules façonnées sur l'épiderme foliaire des *Adelia* et *Macaranga*.

Dans les rapprochements que nous venons de faire de plusieurs genres ayant une même caractéristique anatomique, rien n'est changé, comme on voit, dans l'ordre primitivement établi des Mercurialinées. Les similitudes de

structure constatées affermissent au contraire ce premier classement ; et, en même temps qu'elles nous montrent la haute valeur des caractères morphologiques externes qui en sont la base, elles attestent une fois de plus l'importance des caractères anatomiques en systématique.

Le liber interne se retrouve chez la plupart des plantes de ce groupe, mais à un état de développement fort variable, suivant les genres examinés, et même suivant les espèces. On trouve par exemple chez les *Adenocline*, *Seidelia*, *Neoboutonia*, un liber à peine ébauché formé de longues cellules parenchymateuses (fig. 19) sans cribles et qui s'insinuent presque toujours entre les éléments du bois, sur le bord interne de l'anneau ligneux. Au contraire c'est du liber parfait qu'on observe, chez certains *Mallotus* ou *Alchornea*, c'est-à-dire un liber analogue à celui des Crotonées et pourvu de tubes criblés. Les faisceaux libériens sont même entourés ici, de massifs fibreux répartis régulièrement autour de la moelle. Il n'en est pas moins vrai qu'on peut trouver, dans un même genre, tous les passages, depuis le liber rudimentaire dont il était tantôt question, jusqu'au liber parfait dont nous venons de parler. Dans le genre *Mallotus*, par exemple, si l'on s'adresse à *M. ricinoides* on ne trouvera qu'un liber interne fort simple, à peine formé de quelques longues cellules n'ayant aucune différenciation ; *M. Moritzianus* présentera un liber presque aussi étendu dans la moelle que celui du Croton, mais à éléments à peine différenciés; et, dans *M. subulatus*, apparaîtront alors les tubes criblés et les arcs de sclérenchyme bordant les faisceaux libériens.

Les laticifères largement distribués dans tout le groupe appartiennent à des types très divers. Ils sont tantôt unicellulaires, tantôt pluricellulaires. Pluricellulaires dans la plupart des cas, il peut arriver que leurs membranes se dissocient, de manière à former un tube continu, ou que certaines membranes transversales seulement disparaissent, pour donner alors un laticifère à articles irréguliers que

remplit le tannin. Ces laticifères s'aperçoivent dans la zone péricyclique, dans le liber et la moelle des plantes appartenant aux genres : *Erythrococca*, *Adenocline*, *Mercurialis*, *Bernardia*, *Alchorneopsis*, *Mallotus*, *Alchornea*, *Neoboutonia*, *Macaranga*, où on peut les suivre depuis la tige jusqu'aux nervures et à leurs dernières ramifications dans la feuille. On peut même les voir quitter les petites nervures à certains endroits et s'insinuer parmi les cellules du tissu en palissade, pour longer sur un parcours plus ou moins long l'épiderme foliaire.

Chez les *Macaranga* des formes très différentes de laticifères sont réunies dans un même organe. Dans le liber de la tige ou du pétiole, on retrouve des laticifères articulés formés de cellules intercalées, entre des tubes de longueur variable, tandis que dans la moelle, il existe de vrais laticifères inarticulés analogues à ceux des Euphorbes, mais entourés, en outre, de petites cellules qui leur donnent l'apparence d'un canal sécréteur (fig. 73). Enfin, dans tout le groupe existent des tannifères unisériés, formés de cellules égales et que nous avons constamment rencontrés chez les plantes étudiées jusqu'à maintenant. Ces tannifères, que l'on observe souvent à côté des laticifères, peuvent parfois résorber, comme eux, leurs parois transversales et il est alors bien difficile de les en distinguer.

Acalyphinées. — Comme caractère général, les Acalyphinées n'ont guère que la présence de laticifères articulés, toujours réguliers et contenant, chez les *Acalypha*, des substances de nature résineuse, tandis que chez les *Mareya* ce sont des matières tannoïdes.

Le genre *Acalypha*, qui est de beaucoup le plus important, est extrêmement homogène, et les caractères qui vont en être donnés se rapportent, à part quelques différences que je signalerai, à toutes les espèces étudiées.

Les poils de la tige et des feuilles sont unisériés et plus ou moins longs.

Dans la *tige*, l'épiderme contient de grosses macles sphériques, hérissées de toutes petites pointes, et qui remplissent complètement les cellules.

Les cellules épidermiques sont, pour la plupart, allongées, si on les examine en coupe longitudinale. Seules, les cellules renfermant des macles sont de forme à peu près cubiques; elles sont donc différenciées des autres (fig. 1). Il en est d'ailleurs presque toujours ainsi, chez les autres genres, quand l'épiderme est oxalifère.

Le liège, toujours à parois minces, prend naissance soit immédiatement sous l'épiderme, soit dans la deuxième assise sous-épidermique. Il peut avoir ces deux origines dans une même tige et à un même niveau (même figure).

L'écorce comprend deux régions bien distinctes : une zone externe collenchymateuse, à quatre ou cinq assises cellulaires, une zone interne de même importance, parenchymateuse, contenant de grosses macles. Vers l'intérieur de celle-ci, autour du péricycle, par conséquent, se montrent de gros laticifères dont la teinture d'Orcanette colore le contenu en rouge vif. Le péricycle est formé de fibres groupées en îlots.

Le liber est divisé en faisceaux que séparent des rayons unisériés à petites macles.

La moelle est formée de grandes cellules qui se sclérifient rapidement et contiennent, comme le parenchyme cortical, de grosses macles d'oxalate de calcium.

Dans la *feuille*, le pétiole a les mêmes caractères que la tige, mais son appareil libéro-ligneux est formé d'un anneau composé de six à huit faisceaux, en symétrie bilatérale.

Le plus souvent, les nervures principales portent un arc libéro-ligneux inférieur, et un petit arc supérieur renversé (fig. 31, A). Il peut cependant y en avoir un plus grand nombre.

Quelques fibres éparses forment le péricycle, et, au milieu d'elles, se trouvent de nombreux laticifères. Dans le

parenchyme environnant, sont de nombreuses macles ou des cristaux rhomboédriques.

Examinés en surface, les épidermes ont des cellules à parois minces et sinueuses. Il n'y a de stomates que sur la face inférieure.

En coupe transversale, la cuticule et les membranes sont minces. Les stomates sont petits, enclavés entre deux cellules plus petites que les autres cellules épidermiques, et munis de deux arêtes supérieures et de deux inférieures. Dans les cellules des épidermes s'aperçoivent des macles, aussi bien au-dessus du mésophylle, que dans la nervure. Elles sont parfois peu nombreuses.

Le mésophylle comprend une assise en palissade, portant des macles souvent très grosses, allongées dans le sens de l'épaisseur de la feuille et pouvant s'étendre d'un épiderme à l'autre (fig. 56). Le tissu lacuneux est formé de cellules arrondies, ne laissant entre elles que d'étroits méats. Ces cellules renferment encore de petites macles.

Chez les *Mareya*, les cristaux sont très abondants, autour et à l'intérieur de tous les sclérenchymes. On les trouve, en grand nombre, dans le péricycle, qui peut contenir des cellules scléreuses où se forment ces cristaux, dans le bois et dans la moelle qui est également sclérifiée.

Le tannin abonde aussi dans tous les organes. Il envahit même les épidermes foliaires, sauf pourtant les cellules stomatiques, et s'accumule dans des réservoirs ménagés dans le mésophylle.

Plukénétiinées. — Ces plantes se rapprochent des Acalyphinées par la présence de laticifères articulés réguliers, et des Mercurialinées par l'existence d'un liber interne, chez le plus grand nombre de leurs représentants. Ce liber interne se trouve, comme chez les Mercurialinées, à divers degrés de développement, suivant les espèces étudiées; mais il présente ce caractère assez net, qu'il forme des îlots bien délimités, en face des faisceaux libéro-ligneux,

et bien plus distants les uns des autres que dans les Mercurialinées (fig. 21).

Tel qu'on peut l'observer chez les *Tragia*, les *Plukenetia*, les *Dalechampia*, ce liber présente un certain degré de différenciation, et l'on peut y distinguer de petits tubes criblés. Il n'est jamais pourtant entouré par des arcs de sclérenchyme. Ce n'est donc plus le liber d'une Euphorbe ou d'un *Adenocline*; mais ce n'est pas encore le liber parfait d'un croton ou de *Mallotus subulatus*.

La présence de ce liber interne entraîne, d'une manière presque générale, la réduction du liber externe.

Les *Plukenetia* et les *Dalechampia* se caractérisent, en outre, par le grand développement de leur système pileux et par leurs vaisseaux du bois formant des séries radiales ; les *Tragia*, par leurs poils en forme de bouteille et les grandes cellules de l'épiderme supérieur de la feuille ; les *Pyenocoma*, par l'abondance de l'oxalate de calcium, dans l'écorce et dans la moelle. Dans la moelle, il forme des cristaux volumineux, tandis qu'il est représenté, dans l'écorce, par de petits cristaux disposés en séries radiales.

Périnées. — Les *Pera* forment le seul genre de cette tribu ; ils se rapprochent aussi des Acalyphinées par leurs laticifères articulés, réguliers, abondants dans le liber. Ils possèdent un liber interne du second type et dont les faisceaux sont parfois bordés de sclérenchyme (*P. ferruginea*). Leur moelle contient, parfois aussi, de grosses cellules scléreuses.

En outre de tous ces caractères, les *Pera* se font remarquer par la grande quantité de tannin contenu dans leur feuille et dans leur tige.

Ricinées. — Il existe ici encore des laticifères articulés réguliers (*Homonoya*) et un liber interne qui, chez le Ricin, paraît appartenir au même type que le liber des Périnées. Ce liber borde les grands faisceaux ligneux, et est limité du côté

de la moelle par des arcs de sclérenchyme qu'on n'observe que chez les tiges âgées. Quelquefois même, il s'isole du bois par deux ou trois assises de cellules parenchymateuses et forme de petits îlots indépendants, au sein de la moelle. La feuille des Ricins porte de grosses glandes unicellulaires au niveau de ses épidermes, celle des *Homonoya*, des macles dans ses cellules épidermiques.

JATROPHÉES

Les Jatrophées contiennent, en général, de gros cristaux dans leur écorce et leur moelle. L'amidon y est très abondant et en grains volumineux. Dans l'écorce, on trouve aussi, tantôt des cellules scléreuses, tantôt des fibres.

Chez les *Aleurites*, il existe des laticifères articulés irréguliers, déjà signalés par M. Pax (1), tandis que des *Jatropha* possèdent des laticifères inarticulés.

Dans chacun de ces genres, d'autres caractères valent aussi la peine d'être signalés.

Les *Aleurites* ont, chez certaines espèces tout au moins, un péricycle formé de cellules scléreuses entremêlées de fibres qui sont semblables à celles-ci, par leur section transversale. Dans ces éléments scléreux, se trouvent du tannin et de petits cristaux. Autour de ce péricycle s'étend une gaine de cellules contenant des cristaux volumineux. La présence de cette gaine est un fait très fréquent chez les Euphorbiacées, et que nous avons constaté bien des fois.

Dans le liber, sont de longues cellules divisées en petits compartiments, par des cloisons transversales. Chacun de ces compartiments renferme un rhomboèdre calcaire. C'est encore là un caractère qu'il n'est pas rare de rencontrer, mais que pour les *Aleurites*, en particulier, Moeller (2) a été le premier à décrire.

(1) Pax, *loc. cit.*, p. 404.
(2) Moeller, *loc. cit.*, p. 295.

Enfin, M. Pax (1) signale, chez ces plantes, la présence d'un liber interne bien caractérisé et qu'il assimile à celui des Crotons. L'*Aleurites Moluccana*, qui est l'espèce étudiée par M. Pax, contient bien, en effet, un anneau périmédullaire formé de petites cellules, où abondent les macles d'oxalate de calcium et le tannin. Mais ce tissu me paraît se rapprocher plutôt du liber *cambiforme;* du type *Euphorbia*, par conséquent, que du type *Croton*. Dans l'*Aleurites cordata* que j'ai également examiné, il n'existe aucun appareil de ce genre.

Les laticifères sont nombreux, dans le liber surtout. Ils sont articulés irréguliers, comme nous l'avons dit plus haut. Certains de leurs articles peuvent acquérir une grande longueur et devenir de véritables tubes.

A côté d'eux sont des tannifères, formés seulement de quelques cellules allongées et disposées en séries longitudinales.

Quant aux *Jatropha*, ils se caractérisent à la fois par leurs laticifères inarticulés, et par leurs épidermes foliaires souvent munis de macles.

MANIHOTÉES

Les Manihotées présentent, avec les Jatrophées, les plus grandes analogies de structure. On y observe les mêmes formes variées de l'appareil laticifère. Toutefois, la présence du liber interne y devient générale, tandis qu'elle est l'exception chez les Jatrophées.

Ce liber interne forme tantôt des faisceaux distincts (*Cephalocroton*, *Adenochlæna*), tantôt une zone périmédullaire continue (*Manihot*), et paraît, dans l'un et l'autre cas, devoir être rapporté au type *Euphorbia*.

Les laticifères articulés et irréguliers, chez les *Adenochlæna*, sont inarticulés chez les *Manihot*, où ils prennent un très grand développement.

(1) Pax, *loc. cit.*, p. 401.

Ils passent du liber dans l'écorce, s'y ramifient plusieurs fois et étendent jusqu'à l'épiderme ou jusqu'au liège leurs branches toujours volumineuses.

CLUYTIÉES

Les divers genres de cette tribu, que j'ai pu étudier, m'ont montré des caractères différentiels assez nets.

Les *Galearia* possèdent un liber interne dont la structure se rapproche de celle des Manihotées.

Les *Microdesmis* sont un des genres d'Euphorbiacées, chez lesquels les stomates sont entourés de cellules annexes. Quatre cellules différenciées des autres éléments de l'épiderme entourent ici l'appareil stomatique.

Dans l'un et l'autre de ces genres, le péricycle est formé de fibres et de cellules scléreuses.

Les *Cluytia* sont remarquables par les grandes lacunes qu'ils possèdent dans la tige et dans la feuille. Formées par la dissociation des parois cellulaires, ces lacunes contiennent une substance qui paraît être de nature résinoïde. Dans la tige, elles sont situées dans le parenchyme cortical ; dans la feuille, elles occupent une situation correspondante à celle-ci. On les retrouve, en effet, dans l'écorce du pétiole, dans le parenchyme sous-épidermique des nervures et dans le mésophylle.

Les *Cluytia* et les *Codiæum* contiennent des laticifères inarticulés, dont les troncs principaux sont à peu près exclusivement cantonnés dans le liber, chez les premiers et qui, chez les seconds, se répartissent à l'intérieur de l'écorce.

GÉLONIÉES

Dans ce groupe, les genres *Gelonium* et *Cheilosia* se font remarquer par le grand développement du sclérenchyme, dans le liber et dans la moelle.

Suivant les espèces considérées, la structure du sclérenchyme libérien est fort différente :

Dans *Gelonium bifarium*, il est constitué par des îlots de fibres mêlées à des cellules scléreuses ; c'est une structure analogue à celle déjà décrite par M. Pax dans *G. multiflorum* (1). Dans *G. Zanzibarensis*, les éléments scléreux forment, autour du liber, un anneau presque continu. Le sclérenchyme se montre également sous la forme annulaire dans *Cheilosia montana*, mais il est ici exclusivement composé de petites fibres.

HIPPOMANÉES

L'abondance des laticifères inarticulés est la seule caractéristique générale qu'on puisse assigner aux Hippomanées.

Souvent cantonnés dans l'écorce, sur le bord interne de laquelle s'aperçoivent leurs troncs principaux, les laticifères se ramifient, quelquefois aussi, dans le liber, chez les genres *Mabea*, *Excæcaria* et *Hippomane*, notamment.

Dans le latex d'*Hura crepitans*, se trouvent de nombreux grains d'amidon en forme de bâtonnets renflés à leurs extrémités ou dans leur partie moyenne. Quand le renflement porte sur la région moyenne, le bâtonnet d'amidon prend un aspect de navette. *Hura crepitans* possède, en outre, dans son écorce, de nombreux rhomboèdres d'oxalate de calcium, répartis sous l'épiderme ou sous le siège, et des cellules scléreuses sphériques, isolées ou groupées en petits amas. Il porte enfin, autour de la moelle, un tissu formé de petits éléments où s'accumulent des substances résinoïdes et qui paraît être un liber interne du type *Euphorbia*.

EUPHORBIÉES

Chez les Euphorbiées, les poils sont simples, unicellulaires, ou formés d'une seule série de cellules ; les paren-

(1) Pax, *loc. cit.*, p. 399, Pl. VI, fig. 9.

chymes contiennent fréquemment des produits résinoïdes; le péricycle est entièrement formé de fibres et ne possède jamais de cellules scléreuses; le liber est dépourvu de sclérenchyme; les laticifères, enfin, dont les troncs principaux sont cantonnés dans la région interne de l'écorce, se ramifient de là dans le parenchyme cortical, jusque sous l'épiderme. On ne les rencontre jamais dans le liber, mais ils existent, par contre, souvent, dans la moelle.

Les *Euphorbia* ne contiennent jamais de cristaux ni de macles d'oxalate de calcium, tandis qu'on trouve les uns et les autres chez les genres *Pedilanthus*, *Calycopeplus*, *Synadenium*.

Les *Anthostema* possèdent, dans leur feuille, un péricycle fibreux, qu'on ne rencontre plus, chez les *Pedilanthus*, pas plus que chez les *Synadenium* et les *Euphorbia*.

Parmi toutes ces plantes, les *Euphorbia* et les *Anthostema* sont les seules à posséder du liber interne. Ce liber est du premier type. Lorsque la feuille fait défaut, en tout ou en partie, elle est remplacée dans sa fonction physiologique par la tige, dont le tissu chlorophyllien prend un grand développement. C'est ce qui arrive pour *Pedilanthus aphyllus*, dont les cellules à chlorophylle s'étendent dans toute l'épaisseur de l'écorce, et pour *Calycopeplus paucifolius*, qui possède, dans sa tige, un véritable tissu en palissade, entourant un parenchyme lacuneux.

Dans l'étude spéciale, que j'ai déjà faite, du genre *Euphorbia* (1), j'ai pu me convaincre qu'il existait, entre les plantes de la section *Anisophyllum* et les autres Euphorbes, des caractères anatomiques très différents. Ces différences, dans la structure anatomique, viennent se joindre à des caractères de morphologie externe non moins distincts, et, c'est en se basant seulement sur ces derniers, qu'Hawort avait adopté, comme genre, le groupe des *Anisophyllum*.

Je n'ai pas cru devoir faire de même, à cause de la grande

(1) Louis Gaucher, *Étude anatomique du genre Euphorbia*, P. Klincksieck, Paris, 1898.

homogénéité qui règne, au point de vue de l'organisation florale, dans tout le genre *Euphorbia*. Mais, j'ai proposé de faire des *Anisophyllum*, un sous-genre à opposer au sous-genre *Euphorbia* s. str., lequel réunirait toutes les autres espèces d'Euphorbes.

Les caractères du sous-genre *Anisophyllum* peuvent être ainsi résumés :

Feuilles toujours opposées, asymétriques à la base. Stomates très petits, sans cellules annexes. Présence d'une gaine formée d'une assise de cellules régulières, autour des faisceaux foliaires.

Les caractères du sous-genre *Euphorbia* s. str. sont les suivants :

Feuilles externes, ou les supérieures seulement, opposées et toujours symétriques. Stomates grands, ordinairement dépourvus de cellules annexes, mais pouvant parfois en posséder. Pas de gaine régulière autour des faisceaux des feuilles.

STÉNOLOBÉES

Les Sténolobées ont des cotylédons étroits et dont la largeur ne dépasse souvent pas celle de la radicule. Comme les Platylobées, elles se divisent en deux tribus : les Porantheroïdées, contenant deux ovules dans chaque loge de l'ovaire, et les Ricinocarpoïdées, qui n'en possèdent qu'un seul.

Ces plantes se font, en outre, remarquer par les caractères anatomiques suivants :

Le péricycle est exclusivement formé de fibres à lumen punctiforme, et ne contient jamais de cellules scléreuses. Il n'existe, non plus, ni sclérenchyme dans le liber, ni liber interne.

Les Porantheroïdées que j'ai étudiées (*Micrantheum*, *Pseudanthus*, *Stachystemon*) ne me paraissent pas posséder des laticifères, mais elles présentent, par contre, un système

tannifère très développé, dans le liber, et formé de séries longitudinales de cellules, qui ont toutes la même longueur.

Chez les Ricinocarpoïdées, on rencontre des laticifères articulés irréguliers, dans les genres *Bertya* et *Amperea*, notamment.

Le bois est très dense, dans la tige des Porantheroïdées ; les fibres y dominent avec leur lumen réduit, tandis que c'est l'inverse chez les Ricinocarpoïdées, où le lumen des vaisseaux forme, dans l'anneau ligneux, de larges et nombreuses cavités.

Quelques espèces sont caractérisées par l'abondance des cellules scléreuses, dans la moelle (*Micrantheum*, *Amperea rosmarinifolia*, *Bertya rosmarinifolia*, etc.). C'est même là une particularité assez fréquente, chez les Sténolobées.

Fréquemment aussi, la feuille est acuminée, en même temps que très épaisse, et sa face supérieure est fortement convexe. En coupe transversale, l'épiderme supérieur comme l'épiderme inférieur se montrent dédoublés en deux assises : l'une externe, contenant du tannin, l'autre interne, à grandes cellules aquifères (*Micrantheum*, *Pseudanthus*, *Stachystemon*). Chez les *Micrantheum* et les *Stachystemon*, à l'assise sous-épidermique de l'épiderme supérieur, s'ajoute un tissu formé de vastes cellules aquifères aussi, et à parois très minces. Ce tissu occupe un large espace entre l'épiderme et le mésophylle (fig. 46).

Beaucoup de Ricinocarpoïdées possèdent de grosses macles, dans leurs cellules épidermiques. Quelques-unes ont leurs stomates entourés de cellules annexes. Il y a quatre annexes dans *Amperea rosmarinifolia*, deux seulement dans *Bertya rosmarinifolia*. Enfin, les deux espèces qui viennent d'être citées sont remarquables par le grand développement que prennent les poils, sur la face inférieure de leur feuille, où ils forment un feutrage très dense.

Chez les *Micrantheum*, les *Pseudanthus* et les *Stachystemon*, où l'appareil aquifère existe, comme on vient de le voir, soit sous la forme d'un large tissu, soit sous l'aspect

d'une simple assise sous-épidermique, le mésophylle appartient, bien souvent, au type centrique et comprend deux assises en palissade, entre lesquelles s'étend un tissu lacuneux très étroit.

Quant à la nervure, elle se réduit presque toujours à un faisceau médian unique, entouré quelquefois par la gaine parenchymateuse de réserve, dont nous avons, à maintes reprises, constaté la présence chez les Euphorbiacées xérophiles.

CONCLUSIONS

Ces recherches, qui ont porté sur 375 espèces réparties dans les 26 tribus, sauf une (1), que comprennent les Euphorbiacées, et sur 126 genres (2), me conduisent aux conclusions suivantes :

I. Caractères anatomiques généraux. — Il existe, malgré l'étendue de la famille, son extrême diffusion à la surface du Globe et son polymorphisme, un ensemble de caractères anatomiques assez constants, pour définir le type Euphorbiacée. Ses caractères peuvent être ainsi résumés :

Dans la *tige* : le liège est d'origine sous-épidermique; le péricycle forme, en face des faisceaux libéro-ligneux, soit des îlots fibreux, soit des massifs de fibres mêlées à des sclérites ; le système libéro-ligneux est constitué par un anneau, à peine interrompu par des rayons médullaires, composés d'une seule série de cellules. Ces cellules sont sclérifiées dans la zone ligneuse. La moelle est aussi très souvent scléreuse.

Dans ses différentes parties : écorce, zone péricyclique, liber, rayons du liber et moelle, la tige contient des tannifères et de l'oxalate de calcium, ce dernier sous forme de macles ou de cristaux rhomboédriques disposés en séries longitudinales.

L'oxalate de calcium et le tannin sont surtout abondants, dans les rayons du liber, où ils délimitent, d'une façon très nette, les faisceaux libériens.

Le genre *Euphorbia* est le seul à ne posséder, sous aucune forme, de l'oxalate de calcium.

(1) La tribu des Ricinodendrinées est la seule que je n'aie pas pu étudier.
(2) La famille des Euphorbiacées comprend 208 genres.

Dans la *feuille*, les caractéristiques se réduisent à l'aspect des épidermes qui, examinés en surface, offrent une structure des plus uniformes. La cuticule y est généralement dépourvue d'ornements, et les stomates, toujours situés à fleur de l'épiderme, ne sont que rarement entourés de cellules annexes.

II. Caractères des grands groupes. — Un certain nombre de caractères anatomiques sont à ajouter aux caractères de morphologie externe, sur lesquels est basée la classification des Euphorbiacées. Loin de troubler les divisions déjà établies, ces caractères, entièrement convergents avec les premiers, affermissent, au contraire, les limites tracées, en les précisant davantage.

Les Phyllanthoïdées sont remarquables par la présence de réservoirs aquifères formés aux dépens de l'épiderme foliaire (p. 216 et 258). Les laticifères et le liber interne font défaut. Ce dernier fait a déjà été signalé par M. Pax.

Les Crotonoïdées sont dépourvues de réservoirs aquifères, mais possèdent souvent un système pileux très développé. On y trouve, en outre, du liber interne et des laticifères (p. 275).

Quant aux Sténolobées, munies aussi de laticifères, mais ne possédant jamais de liber interne, elles tiennent des deux groupes précédents, en ce que les unes portent un appareil aquifère, et les autres sont revêtues de nombreux poils (p. 295).

Si tous ces caractères s'appliquent à un grand nombre d'Euphorbiacées, ceux qui vont suivre sont, au contraire, remarquables par leur inconstance et présentent, d'une espèce à l'autre, une gamme étendue de variations.

III. Étude du liber interne. — Le liber interne existe, chez un certain nombre de Crotonoïdées, à divers états de développement, que l'on peut rapporter à quatre formes principales :

1° Type *Euphorbia*. — Le liber est formé de longues cellules à parois nacrées et brillantes, mais, sans autres

différenciation ; sans aucune espèce de crible, par conséquent. Il constitue une zone étroite autour de la moelle. M. Pax l'a décrit dans le genre *Euphorbia*. Il existe aussi chez les Manihotées et dans les genres *Adenocline*, *Seidelia*, *Neoboutonia*, *Crozophora*, *Ditaxis*, *Angostylis*, *Galearia*, *Sebastiana*, *Hura*, *Authostema*, ainsi que dans *Mallotus ricinoides*.

2° Type *Tragia Okanyua*. — Au lieu de s'étendre en une zone périmédullaire, ce liber forme des îlots, en face des faisceaux libéro-ligneux. Les cellules sont de même forme que précédemment, mais, certaines de leurs parois transversales, plus épaisses et plus réfringentes que les autres, sont parfois percées de pores. Ce sont des tubes criblés rudimentaires. Tel est le liber des *Tragia*, *Plukenetia*, *Dalechampia*, *Cephalocroton*, de *Mallotus Moritzianus*, des *Pera* et des Ricins. Chez ces derniers, il est entouré de sclérenchyme.

3° Type *Croton*. — Les îlots du liber sont ici plus étendus et possèdent de véritables tubes criblés, signalés par M. Pax, chez les Crotonées.

4° Type *Lepidoturus laxiflorus*. — Au liber muni de tubes volumineux, s'ajoute une enceinte de sclérenchyme. Cette forme de liber interne, que M. Pax n'a rencontrée que chez les *Alchornea*, existe chez beaucoup de Mercurialinées et chez certaines Crotonées (*Eremocarpus setigerus*) (p. 194).

IV. Étude des laticifères. — Les laticifères sont unicellulaires ou puricellulaires et ne s'anastomosent jamais.

Les laticifères unicellulaires ou inarticulés, qui, comme on sait, ne sont interrompus dans toute leur longueur par aucune cloison transversale, sont formés, chez les Euphorbiacées, tantôt de simples vaisseaux, tantôt de vaisseaux entourés d'une gaine de réserve. Cette gaine est constituée par les cellules du parenchyme environnant, et donne, à ces appareils, l'aspect d'un canal sécréteur (p. 231 et 241).

Les laticifères pluricellulaires comprennent deux types bien définis :

Le premier est le laticifère articulé, formé de cellules allongées, disposées en séries. Il est régulier si toutes les

membranes transversales persistent ; mais il devient souvent irrégulier, par la disparition de certaines de ces parois transversales, qui détermine alors la formation d'articles inégaux. Lorsqu'enfin toutes les membranes transversales se résorbent, le laticifère se transforme en un long tube, qui a toutes les apparences d'un laticifère inarticulé (p. 238).

Le second type est le laticifère constitué, dès le début, par une agglomération de cellules nombreuses et irrégulièrement disposées qui, en disparaissant, par la suite, forment encore un tube creux (p. 239).

Des laticifères de structure très différente, unicellulaire ou pluricellulaire peuvent se rencontrer dans les diverses parties (liber et moelle) d'un même organe (p. 243).

Le tableau ci-dessous montre la répartition des laticifères dans l'ensemble de la famille.

LATICIFÈRES UNICELLULAIRES.	Vaisseau laticifère simple..	Crotonées. Jatrophées (partim). Manihotées. Cluytiées. Hippomanées. Euphorbiées.
	Vaisseau laticifère avec gaine cellulaire.........	*Euphorbia* (partim). *Macaranga*.
LATICIFÈRES PLURICELLULAIRES.	Laticifères articulés réguliers....................	Acalyphinées.
	Laticifères articulés irréguliers..................	Jatrophées (partim). *Macaranga* (partim). *Erythrococca*. *Adenocline*. *Adenochlæna*. Sténolobées (partim).
	Laticifères tubuleux par résorption des parois transversales................	*Crotonogyne*. *Manniophyton*. *Bernardia*. *Neoboutonia*. *Macaranga* (partim). *Hasskarlia*.
	Laticifères tubuleux par la dissociation d'une agglomération cellulaire......	*Mallotus* (partim).
Laticifères pluricellulaires et unicellulaires dans un même organe..............................		*Macaranga digyna*.

Tous les laticifères passent de la tige dans la feuille. Ils se répandent à travers le mésophylle, et enserrent étroitement le tissu assimilateur (p. 244).

Les laticifères pluricellulaires sont toujours formés, dans la feuille, d'articles réguliers ou presque réguliers. On n'y constate pas, comme dans la tige, la disparition des parois cellulaires (p. 242).

Le latex est, en majeure partie, formé de substances ayant une haute valeur nutritive. Ces substances sont de même nature que le contenu des parenchymes de réserve, et se retrouvent aussi, dans le tissu assimilateur des feuilles (p. 245).

Enfin, entre les parenchymes de réserve et les laticifères d'une part; entre ces laticifères et le tissu assimilateur, d'autre part, il paraît y avoir échange de substances, si l'on en juge par le dispositif anatomique que nous avons décrit. Aussi, les laticifères des Euphorbiacées, que l'on considère assez généralement comme des appareils excréteurs, me semblent-ils plutôt former un système conducteur, destiné à transporter, d'une région à l'autre de la plante, une partie, au moins, des matériaux élaborés dans les feuilles (p. 246).

V. Étude des tannifères. — Un grand nombre d'Euphorbiacées possèdent des tannifères composés d'articles cellulaires égaux. Comme les laticifères, ils se prolongent de la tige dans la feuille. Mais leur similitude avec ces derniers est plus apparente encore, quand, par disparition de leurs membranes transversales, ils se transforment en tubes qui sillonnent la plante, sur une longueur souvent considérable (p. 249 et 254).

Le développement des tannifères est surtout remarquable chez les Phyllanthoïdées. Ces végétaux possèdent donc un appareil, au moins voisin des laticifères, par sa structure anatomique, et qui n'y avait jamais été décrit.

LISTE ET PROVENANCE

DES PLANTES ÉTUDIÉES DANS CE MÉMOIRE

A. PLATYLOBÉES.

I. PHYLLANTHOÏDÉES.

1. PHYLLANTHÉES.

a. Andrachninées.

Andrachne telephioides. L. Syrie Sept. Alexandrette. Sintenis.
— — Herb. Lisbonne.
— — *α genuina* Müll. Arg. Alepp. Kotschy. n° 193.
— *aspera* Spreng. Arabie austr. or. Mascate.
— *fruticulosa* Boiss., Dalmatie, Thasarsca Pichler.
— — Perse Kotschy. n° 348.
— *fruticosa* Dum. Java. Zollinger. n° 2795.
— *ovalis* Müll. Arg. Region Cafre. Verriane.
— *cordifolia* Müll. Arg. Ind. or. Wallich. n° 7.913. B.
— *australis α genuina* Müll. Arg. Java.
Petalodiscus sp. Madagascar. Ankafina. Hildebrandt. n° 3.931.
Savia sessiliflora Willd. Cobo-Rojo, dans les forêts. Sintenis.
— — Indes occ. Swartz.
— *erythroxyloides* Griseb. Cuba. Wright. n° 1.433.
— *clusiifolia α. genuina* Müll. Arg. Cuba, Wright. n° 1.431.
Actephila reticulata (Müll.) Pax. Kamerun. Bipinde G. Zenker.
— *Zeylanica* Müll. Arg. Ceylan. Walker.
Lachnostylis hirta (L.) Müll. Arg. Cap. Bon. Sp.
— — *α. genuina* Müll. Arg. Reg. Cafre. Masson.
Pseudolachnostylis Dekindtii Pax. Benguela. Huilla. Dekindt.
Discocarpus Essequeboensis Klotzsch. Guyanne angl.
— — Guyanne. Schomburgh.
— *Spruceanus* Müll. Arg. Rio-negro.
Amanoa bracteosa Planch. Sierra-Leone. Afzel.
— *oblongifolia* Müll. Arg. Schomburgh. n° 940.
— *javanica* Miq. Java Zollinger. n° 1662.

b. Phyllanthinées.

Securinega buxifolia (Poir.) Müll. Arg. J. des pl. Montpellier.
— — Esp. mérid. Joh. Lange.
— *verrucosa* (Thunb.) Benth. Cap. Drège.
— *ramiflora* (Pers) Müll. Arg. Joh. Lange
— *acidothammus* Müll. Arg. St. Thomas-Bolongo. Eggers.
— *durissima* Gmel. Ile Bourbon.

Flüggea japonica Miq. exs. Herb. Lugd. Batav. Japon.
— *Bailloniana* (Müll. Arg.) Pax. Pangani. Stuhlmann.
— (*Securinega*) *ramiflora* Müll. Arg.
— — *obovata* Müll. Arg. Sénégambie.
— — *Leucopyrus* Müll. Arg.
Phyllanthus Niruri L. Jard. bot. Lisbonne.
— — Palestine.
— — Indo-Chine.
— *sp.* Jard. bot. Lyon.
— *marginatus*. Herb. Heyne.
— *mucronatus* Wallich.
— *augustifolius* Müll. Arg. Jard. bot. Coimbra.
— — Jard. bot. Strasbourg.
— *juglandifolius*. Jard. bot. Coimbra.
— — — Lyon.
— *speciosus* Jacq. Jard. bot. Strasbourg.
— *mimosoides* Sw.
— *roseopictus*.
— *sp.* Indo-Chine.
— *salviæfolius α genuinus* Müll. Arg. Venezuela.
— *orbicularis* var. *ellipticus* Müll. Arg. Mexico.
— *epiphyllanthus β genuinus* Müll. Arg. Cuba.
— *emblica* L. Indo-Chine.
— *glaucophyllus* Müll. Bords de la rivière Onombambi (des gazelles). Jau. Huilla. Dekindt.
Phyllanthus Welwitschianus Müll. Arg. Huilla. Dekindt.
— *Guineensis*. Pax. n. sp. Kibita, bords de la rivière Caculovar, île de la Mission, alt. 1300 mètres. Huilla. Dekint.
— *Maderaspatensis* L. Huilla. Dekindt.
— *prostratus* Müll. Arg. Plaines sablonneuses de la rivière Néné. Alt. 1.700 mètres. Huilla. Dekindt.
— *Antunesii* Pax. n. sp. Bois de Jau. Alt. 1.700 mètres. Huilla. Dekindt.
Reverchonia arenaria Gray. Mexico. Poso del Morte.
Glochidion fagifolium (Müll. Arg.) Pax. Mont-Nilagiri. Hohenacker.
— *molle*. Bl. Java. Zollinger.
— *lucidum* Bl. Java. Zollinger.
— *superbum* Baill. Singapore.
— (*Phyllanthus* Müll. Arg.) *Zeylanicum* Ceylan. Walker.
— *littoralis* Java.
— *multilocularis* Indes. Wallich, n° 7.864 C.
Breynia rubra (Bl.) Müll. Arg. Java. Zollinger, n° 176.
— *racemosa* (Bl.) Müll. Arg. Java. Zollinger.
— *cernua α genuina* Müll. Arg.
— *obongifolia* Müll. Arg. Port Jackson.
— — — Nouv. Holl. Reinke.
— *rhamnoides β genuina* Müll. Arg. Herb. Ind. or. Hook. f. et Thoms. Reinke.
— *acuminata* Müll. Arg. Iles Philippines. Reinke.
— *disticha* Müll. Arg. Nouv. cal. Reinke.
Leptonema venosum (Poir.) Juss. Madagascar. Port-Dauphin. Sc. Ell.

Sauropus macranthus Hassk. Java. Zollinger n° 2.448.
— *albicans* α *genuinus* Müll. Arg. Malaca. Yran.
— — γ *Gardnerianus* Müll. Arg. Ind. or. Lady Dalhouse.
— *trinervis* Müll. Arg. Indes. Wallich, n° 7.922 B.
— — Herb. Ind. or. Hook. f. et Thoms. Mont. Khasia. Reinke.
— *retroversus* Wight. Herb. Ind. or. Hook, f. et Thoms. Sikkim. Alt. 2.600 mètres. Reinke.
— *quadrangularis* Müll. Arg. Indes. Burmann.
Sauropus compressus Müll. Arg. Herb. Indes or. Hook. f. et Thoms. Sikkim. Alt. 1.400 mètres. Reinke.
Agyneia bacciformis (L.) Juss. Java. Zollinger.
— — α *genuina* Müll. Arg. Pondichéry. Perrotet.
— — *oblongifolia* Müll. Arg.

c. **Drypétinées**.

Cyclostemon Afzelii Pax. Sierra-Leone. Afzelius.
— *stipularis* Müll. Arg. Kamerun Bipinde. Zenker.
— *Indicum* Müll. Arg. Calcutta. Gaudichaud, n° 255.
— — Herb. Ind. or. Hook. f. et Thoms. Mont. Khasia.
— *Cumingii* Baill. Philippines.
Drypetes glauca Vahl. Portorico. Sintenis.
— — Sud Floride. Reinke.
— *crocea* Poit. Floride. Curtiss, n° 2 530.
— — α *genuina* Müll. Arg. St-Domingue. Poit.
Drypetes alba Poit. Cuba. Herb. Franqueville.
— — β *genuina* Müll. Arg. St-Domingue. Poit.
— *Dussii* Krg. et Urb. Ind. occ. Martinique. Hahn, n° 1 371.
Hemicyclia sepiaria Wight et Ar. Calcutta Gaudichaud. 252.
— — Ceylan. Thwaites.
— *lanceolata* Thwaites. Ceylan. Walker.
— *sp*. Herb. Ind. or. Hook f. et Thoms. Mont. Khasia. Alt. 3.000 mètres.
Sibangea arborescens Oliv. Afr. occ. Gabon.
Putranjiva Roxburghii Wallich. Herb. Ind. or. Hook. f. et Thoms.
Petalostigma quadriloculare F. v. Müll. Rockhampton. Dietrich.
— — Queensland. Dietrich.

d. **Antidesminées**.

Thecacoris gymnogyne Pax. Kamerun. Bipinde. Zenker.
Aextoxicon punctatum Ruiz et Pav. Chili. Dans les forêts. Philippi.
Hieronymia alchornoides Fr. All. Ste-Catherine. Ule, n° 993.
— — Brésil. Ule.
— *oblonga* β *Benthamii* Müll. Arg.
Cyathogyne Preussii Pax. Kamerun. Bipinde.
Richeria grandis Vahl. Dominica. Eggers, n° 677.
Mæsobotria hirtella Pax. Congo.
Aporosa microcalyx Hassk. Java.
Baccaurea racemosa (Bl.) Müll. Java. Zollinger.
— *javanica* (Bl.) Müll. Java. Zollinger, n° 1517.
— *Standtii* Pax. Kamerun. Bipinde. Zenker, n° 1748.
Hymenocardia ulmoides Oliv. Congo. Deweve, n° 601.

Hymenocardia acida. Tul. Huilla, n° 360.
Antidesma sphærocarpum Müll. Arg. Samoa. Reineske, n° 513.
— *platyphyllum* Mann. Iles Hawaï. Hiller.
— *Ghæsembilla* Gaertn. Philippines. Cuming, n° 986.
— *Menasu* Miq. Ind. or. Maugator Hohenacker.
Uapaca Heudelotii Baill. Kamerun Bipinde. Zenker, n° 1.631.

e. **Toxicodendrinées.**

Choriophyllum Malayanum Benth. Arch. Malais. Herb. Mainguay.
Buræavia sp. Nouv. Cal.
Mischodon Zeylanicum Thwaites Ceylan.
Toxicodendron Capense Thunb. Capland.
— — — Schlechter, n° 8.072.
— *globosa* Lamb Capland. Drège.

f. **Bischoflinées.**

Bischoffia trifoliata (Roxb.). Hook. Samoa Upolu. Reineske, n° 262.
— — Hong-kong. Chine. Naumann.

2. BRIDÉLIÉES.

Cleistanthus decurrens Hook. f.
— *oblongifolius* Müll. Arg. Herb. Hook. f. et Thoms. Indes. Mont. Khasia.
— *Cunninghamii* Müll. Arg. Herb. Sidney.
Bridelia micrantha Müll. Arg. Sierra-Leone.
— *Zenkeri* Pax. Kamerun Bipinde. Zenker.
— *retusa* (L.) Spreng. α *genuina* Müll. Arg.

3. DAPHNIPHYLLÉES.

Daphniphyllum glaucescens Bl. Java.
— *laurinum* Baill.

CROTONOÏDÉES.

1. CROTONÉES.

Croton rosmarinifolius Grisb. Cuba. Savanilla
— *nitrariæfolius* Müll. Arg. Brésil.
— *Schimperianus* Müll. Arg. Abyssinie.
— *polytrichos* Pax. Afrique centrale.
— *M'Ubango* Müll. Arg. Angola.
— *gratissimus* Burch. Transvaal. Prétoria.
— *repens* Schlecht. Guadalajara. Mexique.
— *macrobothrys* Baillon. Brésil.
— *caudatus* Geisch. Java.
— *lucidus* L. Cuba.
— *Cascarilla* J. des pl. Montpellier.
— *morifolium* — — .
Julocroton Montevidensis Klotzsch. Brésil.
— — δ *genuina* Müll. Arg.
— *fuscescens* Baillon. Brésil.
— *triqueter* α *genuinus* Müll. Arg. Rio-Janeiro.
Crotonopsis argentea Pursh. Texas.
— — var. *linearis* Pursh. Amérique sept.
Eremocarpus setigerus Benth. Californie.

2. ACALYPHÉES.

a. Crozophorinées.

Agrostistachys longifolia Benth.
— *Gaudichaudii* Müll. Arg.
Crozophora tinctoria. Jard. des pl. Montpellier.
— — *α verbascifolia* Müll. Arg. Jard. des pl. Montpellier.
— *plicata α Rottleri* Müll. Arg. Calcutta.
— — (Vahl.) Juss. Somaliland. Expédition Ruspoli-Keller.
— *obliqua* (Vahl.) Juss. W. Schimper. Pl. Arab. pétr.
— *Senegalensis* Juss. Cordofan. Kotschy.
— *verbascifolia* (Will.) Juss. Blanchi. Pl. Palestine, près des ruines de Baalbek.
Ditaxis Montevidensis (Didwichs). Brésil.
— *Neo-Mexicana* Müll. Arg. Puebla. Mexique.
— *fasciculata* Juss. Portorico.
Chiropetalum griseum Grisb. Rio-Primero. Hieronymus. Flor. argent.
Argyrothamnia tricoccum Müll. Arg. Brésil.
— *Brasiliensis* (Kl.). Müll. Arg. Paraguay.
— *caudicans* Sw. Portorico.
— *lancifolia* Müll. Arg.
Caperonia serrata Presl. Cordofan. Kotschy.
— *cordata* St-Hil. Guyanne française.
— *palustris* St-Hil. St-Domingue.
Crotonogyne Zenkeri Pax. Kamerun. Bipinde.
— *angustifolia* Pax. Gabon.
Manniophyton Africanum Müll. Arg. Kamerun.

b. Mercurialinées.

Claoxylon hispidum Pax. Kamerun.
— *affine* Zoll. Java et Kamerun.
— *Kirkii* Müll. Arg. Amboni. Holst. Fl. Afr. or.
— *Indicum* Hassk. var. *macrophyllum* (Roz.) Müll. Arg. Java.
Micrococca Mercurialis (L.) Benth. Niam-Niam. M'Bomu. Afrique centr.
Erythrococca Capensis Müll. Arg. Sénégambie. Heudelot.
— *aculeata* Benth. Congo. Dewère, n° 692.
Adenocline pauciflora var. *sessiliflora* Müll. Arg. Cap. et Afr. austr. Penther., n° 935.
— *acuta* (Thumb.) Baillon. Graham. Stowa. Afr. austr. Penther., n° 914.
Mercurialis annua L. Jard. des pl. Montpellier.
— *tomentosa* L. Jard. des pl. Montpellier.
— *elliptica* Lam. Placencia. Espagne. Bougeaud.
Leidesia Capensis Müll. Arg. Port-Natal. Drège.
Seidelia triandra Pax. Afr. austr. R. Marloth., n° 869.
Bernardia dichotoma α genuina. Müll. Arg. Cuba.
— *Mexicana* (Hook et Arn.) Müll. Arg. St. de San Luis Potosi. Pringle. pl. mexic., n° 3.700.
— — *α genuina*. Müll. Arg.

Bernardia myricæfolia Wat. Corcovado et Arizona. Sierra Fuison. Pringle.
— *axillaris* (Spreng.) Müll. Arg. Rio-Janeiro.
Alchorneopsis floribunda α *genuina* Müll. Arg. Amérique du Sud., n° 2.681.
Cœlodiscus montanum Müll. Arg. Indes or. Walle, n° 7.723.
Conceveiba Guyanensis Aubl. Guyanne française. Leprieur.
— *pubescens* Britton. Sacramento. Bolivie.
Lasiocroton macrophyllus Griseb. Jamaïque. Wright.
Trewia nudiflora L.
Mallotus ricinoides (Pers.) Müll. Arg. Java. Zollinger, n° 140.
— *Moritzianus* Müll. Arg. Java. Zollinger, n° 1.616.
— *subulatus* Müll. Arg. Congo. Dewère, n° 927.
— *ericocarpus* Müll. Arg. Ceylan. Walker.
Alchornea cordata Müll. Arg. Am. mér. Schonburgh., n° 883.
— *parviflora* Müll. Arg. Philippines. Cuming.
— *hirtella* Benth. Kamerun. Standt, n° 760.
— *ilicifolia* Müll. Arg. Queensland. Dietrich.
— *cordifolia* Kamerun Bipinde. Zenker, n° 1.091.
Lepidoturus alnifolius Baill. Mayotte.
— *laxiflorus* Benth. Western Lagos. Dr Rowland.
Neoboutonia africana Müll. Arg. Kamerun. Zenker, n° 1.430.
— *canescens* Pax. Nyassa-Land. Buchman.
Adelia ricinella L. Portorico. Sintenis. Pl. Portorico, n° 1.315.
— *barbinervis* Schlecht. San Luis Potosi. Pringle. Pl. mexic., n° 3.924.
Adenophædra grandifolia Müll. Arg. Guyanne angl.
Cleidion tricoccum Baillon. Babia. Saltzman.
Macaranga digyna Müll. Arg. Ceylan. Burmann.
— *Tanarius* α *tomentosa* Müll. Arg. Java. Zollinger, n° 1.265.
— *heterophylla* Müll. Arg. Fogoland. Buttner, n° 5.
Hasskarlia didymostemon Baillon. Sénégambie. Heudelot.

c. **Acalyphinées.**

Acalypha colorata Müll. Arg. Jard. des pl. Montpellier.
— *Gissefiana* Müll. Arg.
— *reticulata* (Poiv.) Müll. Arg. Lieber. Flora mauritiana II, n° 179.
— *Baillonianu* Müll. Arg. Pangani. Stuhlmann, n° 346.
— *Macafeana* Müll. Arg.
— *bisetota* Spreng.
— *platyphylla* Müll. Arg.
Mareya brevipes Pax. Bipinde. Zenker. Pl. Kamerun, n° 1794.
— *micrantha* Müll. Arg. Sierra-Leone. Afzelius.

d. **Plukénétiinées.**

Platygyne hexandra Müll. Arg. Cuba. Wright., n° 517.
Pyenocoma macrantha Pax. Gouja. Urwald. C. Holst, Fl. Usambara, n° 4.237.
— *trewioides* Baillon. Mayotte. Boivin.
Tragia geraniifolia Baillon. Rio de don José, Sierra Achala. Fl. argent. leg. C. Galander.

Tragia Capensis Thumb. Natal leg. P. Wood, n° 801.
— *Okanyua* Pax. Gambos. Kunegebiet.
Angostylis longifolia. Benth.
Plukenetia Peruviana Müll. Arg.
— *scandens* Benth. Brésil. leg. Sello.
Dalechampia pentaphylla Lam. Brésil. Minas Geraes-Caldas, leg. A. F. Reynell.
— *micrantha* Ppöp. et Endl. Guyanne angl., n° 2.430.
— *Capensis* Spreng. Natal. Durban. Dr Rebmann, n° 8.806.

e. **Périnées.**

Pera ferruginea (Schott). Müll. Arg. Brésil, leg. Sello.
— *tomentosa* Müll. Arg. Amazone. Pöppia, n° 2.640.
— *obtusifolia* Müll. Arg. Brésil leg. Sello.

f. **Ricinées.**

Ricinus communis Jard. des pl., Montpellier.
Homonoya riparia Louv. Philippines. Cuming.

3. JATROPHÉES.

Aleurites cordata (Thumb.) Müll. Arg. Japon-Kioto leg. Hikko.
— *moluccana* (L.) Willd. Singapore.
Jatropha Natalensis Sond. Natal. Ladysmith. leg. Dr Rehmann.
— *Curcas* L. Canara Indes.
— *excisa* Griseb. Recreo; prov. de Catamarca. Lorentz. Flor. argent., n° 66.
— *podagrica* Hook.

4. MANIHOTÉES.

Cephalocroton mollis Kl. var. *pilosa* Schinz. Pl. Afr. austr. occidental exs. région Amboland. Schinz, n° 729.
— *Cordofanus* Hochst. Mont. Cordofan. Arasch. Cool. Kotschy iter Nubicum, n° 118.
Adenochlæna leucocephala Baill. Madagascar. Hildebr., n° 3.258 B.
Manihot Pringlei Wats. San Luis Potosi : Limestone hills Las Cauvas. Pringle pl. mexic., n° 3.826.
— *utilissima* Pohl. Maricao. Mont. Montoso Sintenis, pl. Portorico, n° 694.
— *Carthaginensis* Jard. des pl., Strasbourg.

5. CLUYTIÉES.

a. **Galéarinées.**

Galearia filiformis Bl. Java Zollinger, n° 2.452.
Microdesmis Zenkeri Pax. Bipinde. Zenker. Pl. Kamerun, n° 1.187.

b. **Cluytiinées.**

Cluytia pulchella L. Jard. des pl., Montpellier et Cap. de Bonne-Espérance.
— *alaternoides* L. Cap de Bonne-Espérance.
Codiæum irregulare.
— *variegatum* variétés diverses du Jard. des pl. de Montpellier.

6. GÉLONIÉES.

Gelonium bifarium Roxb.

Gelonium Zanzibarensi Müll. Arg. Amboni Holst. Pl. Afr. or., n° 2.725.
Cheilosia montana Bl. Java Zollinger, n° 1.835.

7. HIPPOMANÉES.

a. **Hippomaninées.**

Omphalea sp. Guadeloupe.
Mabea raquari Aublet. Cayenne.
Sebastiana lucida Müll. Arg. Jamaïque.
— *multiramica* Müll. Arg. Rio-Janeiro.
Excæcaria servata Ait.
— *lucida* Swartz.
— *biglandulosa* Müll. Arg. Indes occ.
Stillingia sebifera Baillon (*Excæcaria*), Jard. des pl., Montpellier.
— *sylvatica* L. Caroline sept.
— *sp.* Ile-de-France.
Maprounea Guyanensis Aublet. Cayenne.
— *sp.* Saint-Domingue.
Hippomane Mancinella L. Indes occ. et Mus. Col. Marseille.
Adenopeltis colliguaya Berthero. Valparaiso. Chili.

b. **Hurinées.**

Hura crepitans L. Jard. des pl., Montpellier. et Mus. col. Marseille.

8. EUPHORBIÉES.

Anthostema Aubryanum H. Bn. Gabon. Herb. Mus. Paris.
Euphorbia. Diverses espèces (1).
Calycopeplus ephedroides Planch. *paucifolius* Klotsch. Herb. Mus. Paris.
Synadenium perekewfolium Boiss. Herb. Mus. Paris.
— *Granti* Boiss. Herb. Mus. Paris.
Pedilanthus aphyllus Boiss. Herb. Mus. Paris.
— *tomentellus* Rob. Herb. Mus. Paris.
— *tithymaloides* Pois. Herb. Mus. Paris.

B. STÉNOLOBÉES.

I. PORANTHÉROÏDÉES.

Micrantheum ericoides Desf. Nouv.-Holl. Herb. Montpellier.
— *hexandrum* Hook. f. Herb. Montpellier.
Pseudanthus pimeleoides Spreng. Herb. Montpellier.
Stachystemon vermicularis Planch. Nouv.-Holl. Austr. occid. Herb. Montpellier.

II. RICINOCARPOÏDÉES.

Monotaxis linifolia Müll. Arg. Herb. Montpellier.
Amperea rosmarinifolia.
— *spartioides* Ad. Brongn. Herb. Montpellier.
Bertya rosmarinifolia Planch. Herb. Montpellier.

(1) Voy. la liste déjà donnée dans : *Etude anatomique du genre Euphorbia.*

RECHERCHES

SUR

L'EMBRYOGÉNIE DES ARALIACÉES

Par L. DUCAMP.

INTRODUCTION

La reproduction et la formation de l'embryon comptent parmi les études les plus importantes de la Biologie. Elles ont donné lieu à de nombreux travaux, et, dans le court résumé que nous allons faire des connaissances embryogéniques chez les végétaux Phanérogames, nous signalerons ceux qui firent époque en traitant les problèmes physiologiques et morphologiques qui se rattachent à ce genre d'études.

Au point de vue physiologique, la pratique agricole a montré la nécessité de la sexualité. La preuve scientifique du fait a été donnée par Linné (1) (1735), et c'est à Amici (2) (1823) que revient l'honneur de la découverte du tube pollinique. Dès lors, certains auteurs admirent que l'embryon se formait dans l'extrémité du tube pollinique ; mais cette théorie polliniste a été renversée par Hofmeister (3) (1849), qui démontra que la vésicule embryonnaire appartenait à l'ovule. La théorie vésiculiste reçut, depuis

(1) Linné, *Philosoph. bot.*, 1735.

(2) Amici, *Osservazioni microscopiche sopra varie piante* (Atti della Soc. Ital. d. Scienze, in Modena, XIX, 1823).

(3) Hofmeister, *Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen : eine Reihe mikroskopischer Untersuchungen*. Leipzig, 1849.

cette époque, de nombreuses confirmations par les travaux de Strasburger, Navachine, Guignard, etc.

La valeur des différentes vésicules du sac embryonnaire et leur rôle furent définis par les travaux successifs de Hofmeister (1) (1848-1849). Cependant on n'est pas encore fixé nettement sur le rôle des synergides. M. Strasburger (1889) les considère « comme des nourrices de l'œuf et comme des éléments susceptibles d'attirer le tube pollinique vers l'oosphère ». Elles servent quelquefois d'intermédiaire entre l'oosphère et le tube pollinique (*Naias major*) (2). On a trouvé des cas où elles participaient de la nature de l'oosphère et étaient capables d'être fécondées (*Mimosa Denhartii*) (3).

Les antipodes disparaissent très tôt dans certains groupes ; leur rôle est encore problématique. Chez les Composées, Mlle Goldflus (4) a montré qu'elles prennent un développement exagéré, multiplient leurs noyaux et jouent un rôle important dans la nutrition du sac ; « elles représentent l'intermédiaire entre le sac embryonnaire et les substances digestibles élaborées par l'ovule. » Une ou plusieurs antipodes ont pu fournir un cas de polyembryonie chez *Allium odorum*, mais sans fécondation préalable (5).

L'étude du phénomène intime de la fécondation définit le rôle de l'oosphère et du noyau secondaire. Les travaux de M. Navachine (6) et de M. Guignard (7) sur la double

(1) Hofmeister, *Sur la manière dont s'opère la fécondation chez les Œnothérées* (Ann. Sc. nat. Bot., 3e série, t. IX).

(2) L. Guignard, *La double fécondation dans le Naias major* (Journ. de Bot., t. XV, 1901).

(3) L. Guignard, *Recherches sur l'embryogénie des Légumineuses* (Ann. Sc. nat. Bot., 6e série, t. XII).

(4) Mlle Goldflus, *Sur la structure et les fonctions de l'assise épithéliale et des antipodes chez les Composées* (Journ. de Bot., 1898-1899).

(5) Treljakoff, *Die Betheiligung der antipoden in Fallen der Polyembryonie bei Allium odorum* (Ber. d. d. Bot. Gesellsch., XIII, 1895).

(6) Navachine, *Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgänge bei Lilium martagon und Fritillaria tenella* (Bull. de l'Acad. imp. des sc. de Saint-Pétersbourg, t. IX, n° 4).

(7) Guignard, *La Fécondation chez les Angiospermes* (Cinquantenaire de la Société de biologie).

fécondation nous ont expliqué des phénomènes restés obscurs ayant trait à l'hérédité. A cette étude se rattache celle de la réduction chromatique des noyaux sexuels, de la présence des centrosomes. M. Strasburger (1) nie la présence de ces derniers chez les Cryptogames vasculaires et les Phanérogames; pour lui, le fuseau nucléaire se termine sur des amas kinoplasmiques. M. Guignard (2) est le premier qui a parlé de centrosomes chez les végétaux supérieurs. Il admet que, dans un grand nombre de cas, on ne trouve rien à l'extrémité du fuseau; mais, comme dans d'autres, on observe plusieurs granulations aux pôles, il conclut que « la notion de centrosome doit être comprise dans un sens plus large qu'au début de nos connaissances sur ce sujet. Si les centrosomes ne sont pas toujours morphologiquement distincts et si, comme le pense M. Strasburger, le kinoplasme semble souvent suppléer à leur absence, il n'en paraît pas moins certain que les plantes supérieures peuvent être pourvues d'éléments cinétiques différenciés, dont le rôle est le même que celui des corps analogues observés chez les plantes inférieures et chez les animaux. » M. Andrews (3) ne figure pas non plus de centrosomes chez *Magnolia* et *Liriodendron*.

Au point de vue morphologique, il y a à considérer la valeur des téguments et du nucelle, celle du sac embryonnaire et les transformations des téguments pour la constitution du spermoderme.

Brongniart (1824) (4) considère l'ovule comme un lobe de carpelle. Schleiden (5), Endlicher et Unger (6) créent la

(1) Strasburger, *Ueber Cytoplasmastructuren, Kern-und Zelltheilung* (Jahrb. wiss. Bot., XXX).

(2) Guignard, *Les centres cinétiques chez les Végétaux* (Ann. Sc. nat., 8e série, t. VI).

(3) Andrews, *Karyokinesis in Magnolia and Liriodendron with special reference to the behavior of the chromosomes* (Beihefte z. Bot. Cent., Bd XI, Heft. 2, 1901).

(4) Brongniart, *Ann. Sc. nat.*, 1re série, t. XII.

(5) Schleiden, *Sur la formation de l'ovule et l'origine de l'embryon dans les Phanérogames* (Acta-Acad. Leop. Carol. Natura curiosorum et Ann. Sc. nat. Bot., 2e série, t. XI, 1839).

(6) Endlicher et Unger, *Éléments de botanique*, 1843.

théorie gemmaire et considèrent l'ovule comme un bourgeon dont les téguments sont les feuilles. Pour M. Van Tieghem (1) l'ovule est un lobe foliaire de la feuille carpellaire; le tégument représente le limbe du lobe et le nucelle est une sorte de gros poil dressé à sa surface. Cette interprétation a été admise par la plupart des botanistes.

L'origine du sac embryonnaire a été déterminée par les travaux de Strasburger, Warming, Fischer, Marshall Ward, Treub, Mellinck, Guignard. La cellule qui lui donne naissance provient de l'assise sous-épidermique du nucelle et a été appelée « cellule privilégiée ». Warming (2) a établi deux types pour cette formation : 1° le type monochlamydé (Gamopétales) dans lequel cette cellule donne directement la cellule mère primordiale du sac embryonnaire ; 2° le type dichlamydé (Dialypétales) dans lequel elle se divise transversalement en deux cellules dont l'inférieure est la cellule mère primordiale, la supérieure ne se divisant pas ou donnant la « calotte ». La cellule primordiale donne par segmentation transversale deux, trois, quatre ou cinq cellules dont l'inférieure devient le sac embryonnaire. Des exceptions à cette dernière règle peuvent se présenter; de là, formation d'anticlines.

Les partitions des noyaux du sac embryonnaire et la fusion des noyaux polaires ont été décrites par M. Strasburger (3); de nombreuses observations concernant ces formations ont été faites depuis et ont confirmé l'exactitude de ces découvertes. Concernant l'homologie du sac chez les Angiospermes, M. Guignard (4) l'a comparé à une macrospore et l'oosphère à un archégone réduit à une cellule. Les synergides et autres noyaux du sac seraient des cellules

(1) Van Tieghem, *C. R.*, t. LXXIII, 1871, et *Note sur les divers modes de nervation de l'ovule et de la graine.*

(2) Warming, *De l'ovule* (Ann. Sc. nat., 6e série, t. XII).

(3) Strasburger, *Ueber Befruchtung und Zelltheilung.* Iéna, 1878. — *Die Gymnospermen und Angiospermen*, 1879.

(4) Guignard, *Recherches sur le sac embryonnaire des Angiospermes* (Ann. Sc. nat., 6e série, t. XIII, p. 189, 1882).

endospermiques semblables aux cellules endospermiques du sac embryonnaire des Gymnospermes.

L'étude des téguments et de leurs transformations en vue de la constitution du spermoderme a été faite par M. Godfrin, M. Brandza et M. Guignard. M. Godfrin (1) a étudié le tégument séminal, sans en vérifier toujours la formation. M. Brandza (2) et M. Guignard (3) ont traité la question pour un grand nombre de plantes. Les transformations des téguments n'ont pas toujours été suivies avec tout le détail nécessaire. La différenciation particulière de l'épiderme interne du tégument avait été observée déjà par Hofmeister chez quelques Gamopétales (*Scabiosa*) (4). M. Warming et M. Gœbel (5) ont bien reconnu que, dans les ovules monochlamydés où le sac embryonnaire résorbe complètement le nucelle, la couche limitant le sac est souvent développée en épithélium. M. Hegelmaier (6) attribue à cette couche un rôle protecteur ; mais M. Guignard (1893) y voit plutôt « une assise qui semble exercer une action digestive sur les éléments qui l'entourent. » M. Schwere (7) trouve « qu'il ne faudrait pas rejeter complètement l'opinion qu'elle puisse jouer un rôle physiologique dans la nutrition ».

Avec les modifications apportées aux téguments et au nucelle s'est posée la question de la nutrition du sac embryonnaire. Elle n'a pas été résolue complètement. Schacht (8) a trouvé des grains d'amidon dans le sac du

(1) J. Godfrin, *Étude histologique des téguments séminaux des Angiospermes*. Nancy, 1880.

(2) Brandza, *Développement des téguments de la graine* (Rev. gén. de Bot., 1891).

(3) Guignard, *Recherches sur le développement de la graine et en particulier du tégument séminal* (Journ. de Bot., in Morot, 7e année, 1893).

(4) Hofmeister, 1849, *loc. cit.*

(5) Gœbel, *Entwickelungsgeschichte*, 1882.

(6) Hegelmaier, *Ueber den Keimsack einiger Compositen und dessen Umhüllung* (Bot. Zeitung, 1889, n° 50).

(7) Schwere, *Zur Entwickelungsgeschichte der Frucht von Taraxacum officinale Web.* in Flora, I, 1896.

(8) Schacht, *Observations sur le développement de l'embryon dans le Tropæolum majus* (Ann. Sc. nat. Bot., 4e série, t. IV).

Tropæolum majus. Tulasne (1) observait des matières grumeleuses dans celui de la Véronique, de la Giroflée. M. Guignard (2) put constater la présence de grains d'amidon dans la cellule mère du sac chez le *Phaseolus* et l'*Acacia farnesiana* ; chez les *Ononis* et les Cytises il vit des granulations huileuses ou des globules graisseux. M. d'Hubert (3) en étudiant l'ovule des plantes grasses observa dans le sac embryonnaire et avant la fécondation de nombreux grains d'amidon. Toutes ces recherches ont trait à la phase de réserve sous laquelle se présente l'aliment. Mais on s'est peu attaché à déterminer le chemin parcouru par les matières nutritives. Chez les Rhinanthées et la plupart des Scrofulariacées, M[me] Balicka-Iwanowska (4) a signalé des sortes de suçoirs souvent plurinucléés, des haustoria, partant du micropyle ou de la chalaze pour pénétrer dans le tégument et y puiser les matériaux nécessaires à la nutrition. Nous verrons que le reste du nucelle peut constituer une région conductrice évidente pour les courants nutritifs ; il faudra établir aussi comment cette nutrition se fait à toutes les périodes de développement.

L'étude de la formation de l'embryon dicotylédoné a été faite pour la première fois par Hanstein (5) chez *Capsella Bursa-Pastoris*. Le premier cloisonnement de l'oosphère fécondée est horizontal et détermine l'embryon proprement dit et le suspenseur. Dans la cellule embryonnaire il suit la différenciation des tissus en dermatogène, plérome et périblème. Il attribue un rôle important à la cellule supérieure du suspenseur qu'il appelle hypophyse. C'est elle qui complète inférieurement le périblème et forme la coiffe.

(1) Tulasne, *Études d'embryogénie végétale* (Ann. Sc. nat. Bot., 3e série, t. XII, 1849).

(2) Guignard, *loc. cit.*

(3) D'Hubert, *Recherches sur le sac embryonnaire des plantes grasses* (Ann. Sc. nat., 8e série, t. II, 1896).

(4) M[me] Balicka-Iwanowska, *Contribution à l'étude du sac embryonnaire chez certaines Gamopétales*, in Flora, 1899.

(5) Hanstein, *Die Entwicklung des Keimes der Monocotylen und Dicotylen* (Bot. Abhandlungen, I, 1870. Bonn).

M. Kny (1). dans *Brassica Napus*, trouve la même marche dans la différenciation des trois histogènes de l'embryon, avec quelques modifications dans l'ordre des formations. M. Guignard (2) a constaté chez les Légumineuses que tantôt l'oosphère fécondée concourt entièrement à l'édification de l'embryon, tandis que d'autres fois elle donne un embryon proprement dit et un suspenseur. Aussi se demande-t-il ce que deviennent les généralisations de quelques auteurs sur l'origine des tissus à l'extrémité radiculaire? Il admet que dans la majorité des Légumineuses le suspenseur n'a aucune relation anatomique avec l'embryon. Dans quelques cas, où le suspenseur est rudimentaire, la cellule qui termine ce dernier concourt à former les assises terminales de la coiffe, mais « toujours les initiales du cylindre central et de la couche corticale sont enfoncées dans les tissus dès les premières différenciations internes. »

Hanstein et Kny font apparaître très tôt le dermatogène, M. Guignard observe la différenciation des cellules épidermiques un peu plus tard. Comme chez les Légumineuses le suspenseur n'entre pas dans la constitution du cône radiculaire la coiffe est tantôt d'origine épidermique, tantôt elle provient du dédoublement des assises externes, puis des assises internes ou même de toutes les assises. Pour Hanstein le cylindre central a ses initiales propres indépendantes des initiales de l'écorce et de la coiffe qui deviennent distinctes plus tard dans le cours de l'organisation du sommet radiculaire, tandis que M. Guignard a observé un groupe d'initiales communes au cylindre central et à la couche corticale.

M. Riddle (3) a étudié l'embryogénie de l'*Alyssum* et a reconnu que les formations suivent à peu près l'ordre reconnu chez *Brassica Napus* et *Capsella Bursa-Pastoris*.

(1) Kny, *Wandtafeln*, X.
(2) Guignard, *loc. cit.*
(3) Riddle, *The embryology of Alyssum* (The Botanical Gazette, vol. XXVI, 1898).

Dans ce travail, nous avons essayé d'établir comment se fait la nutrition du sac et de l'embryon chez les Araliacées et en conséquence il a fallu suivre les modifications apportées au nucelle et au tégument. D'un autre côté, nous nous sommes particulièrement occupés de la différenciation du cône radiculaire et des relations de l'embryon avec le suspenseur.

Nous sommes heureux d'écrire en tête de ce mémoire le nom de M. le professeur Bonnier, auquel nous adressons tous nos remerciements et l'expression de notre vive gratitude pour les encouragements et les précieux conseils qu'il nous a donnés au cours de cette étude.

M. Verdun, professeur agrégé à la Faculté de médecine de Lille, nous a aidé dans la partie technique de notre travail, qu'il reçoive le témoignage de notre reconnaissance.

Nous présentons nos remerciements à M. Fockeu, chargé du cours de botanique à la Faculté de médecine de Lille, pour avoir mis à notre disposition les ressources de son laboratoire.

La plupart des matériaux qui nous ont servi dans ce travail ont été recueillis au Jardin botanique de Lille. Que M. Saint-Léger, directeur du Jardin et son chef de culture, M. Luce, acceptent nos sincères remerciements.

TECHNIQUE

Les boutons floraux, les fleurs ouvertes et les ovaires après la fécondation, en un mot tous les échantillons en pleine activité, ont été plongés immédiatement dans les liquides fixateurs dès leur séparation de la plante mère. Les graines mûres ont subi l'action du fixatif quand il s'est agi de les étudier.

Comme agent de fixation, nous avons employé principalement le sublimé acétique de composition suivante :

Alcool à 83°	100
Sublimé	à saturation.
Acide acétique	4

Ce liquide pénétrait très bien les graines, qui se laissent difficilement imbiber par les liquides chromiques. Le liquide chromo-osmique de Flemming a été utilisé pour quelques échantillons : boutons floraux, fleurs ouvertes; la fixation était bonne pour des fleurs petites comme celles d'*Aralia racemosa*, d'*A. spinosa*, d'*A. cachemirica*, mais insuffisante pour celles d'*Hedera Helix*, de *Fatsia japonica*, dont le volume est double. Nous avons essayé le sublimé acétique bouillant sur quelques fleurs en boutons et d'autres fleurs ouvertes; le résultat a été excellent et ces échantillons ont donné de bonnes préparations. La durée de l'action était d'une demi-heure pour des ovaires fécondés de Lierre.

Les objets ont été pour la plupart montés dans la paraffine, et, comme dissolvant de la paraffine, nous avons pris soit le toluène, soit le salicylate de méthyle. Nous indiquerons le mode opératoire employé en partant d'objets situés en liquide alcoolique. Ceux qui ont été fixés par le sublimé acétique ont passé par l'alcool iodé; ce liquide a été renouvelé toutes les fois qu'il y avait décoloration.

Le tableau ci-dessous donne la suite des opérations et leur durée :

Alcool à 95°		24	heures.
Alcool absolu		24	—
Alcool absolu et toluène	āā	24	—
Toluène		24	—
Toluène saturé de paraffine		48	—
Paraffine à 50°		24	—

Avec le salicylate de méthyle, le mode opératoire est plus long.

Alcool à 95°		24	heures.
Alcool absolu		24	—
Alcool absolu et salicylate de méthyle	āā	48	—
Salicylate de méthyle		24	—
Salicylate de méthyle 2 / Paraffine 1		48	—
Salicylate de méthyle / Paraffine	āā	24	—
Paraffine à 50°		20	—

Disons de suite que la première méthode est beaucoup plus sûre, surtout pour les objets fixés par les liquides chromiques.

Les coupes ont été faites au microtome Jung et à l'épaisseur de 0^{mm},01 ou de 0^{mm},015.

Nous avons fait tantôt les doubles colorations, tantôt une seule coloration. Les meilleures préparations ont été obtenues au moyen de l'hématoxyline par la méthode de Heidenhain, et de l'éosine en solution aqueuse à 1 p. 100 dans 3 parties d'alcool à 95°.

De nombreuses coupes ont été exécutées sans passer par l'inclusion à la paraffine. Elles furent observées dans la glycérine, après avoir été colorées par les milieux glycériques suivants, dont la composition a été donnée par M. Francotte (1) :

Eau	70	Eau	70
Glycérine	15	Glycérine	15
Alcool à 90°	15	Alcool à 90°	15
Vert de méthyle	0^{gr},1	Orange G	0^{gr},1
Acide acétique	I goutte.	Fuschine acide	0,01
		Vert de méthyle	0,01
Eau	70	Acide acétique	I goutte.
Glycérine	15		
Alcool à 90°	15		
Vert de malachite	0^{gr},05		
Vésuvine	0,1		

FORMATION DE L'OVULE ET DU SAC EMBRYONNAIRE

Mamelon ovulaire. — La première indication du mamelon ovulaire a été observée dans un bouton floral d'*Aralia racemosa* mesurant 0^{mm},52. Il est produit par une cellule sous-épidermique qui se divise et il s'ensuit un soulèvement de l'épiderme interne de la loge (fig. 2, Pl. VI). La section transversale de l'ovaire montre les deux mamelons insérés sur les bords du carpelle qui se sont repliés vers le

(1) Francotte, *Recherches sur la maturation, la fécondation et la segmentation chez les Polyclades* (Arch. de Zool. expérim. et génér., 1898, n° 2).

centre, se sont soudés et sont devenus coalescents avec les carpelles voisins. Cette première division transversale de la cellule sous-épidermique est bientôt suivie par d'autres cloisonnements longitudinaux et transversaux (fig. 4, Pl. VI) et le mamelon ovulaire comprend quatre à cinq files de cellules polyédriques un peu élargies dans le sens de la largeur de l'ovule. Toutes ces cellules se distinguent des éléments du tissu ovarien par un protoplasme très dense et une grande capacité colorante.

La croissance intercalaire devient maximum entre le niveau d'insertion des mamelons et le fond de la cavité carpellaire, de sorte que celle-ci devient plus profonde et que les ovules se trouvent rejetés dans le haut de la loge. Celle-ci reste toujours étroite et à section triangulaire (fig. 3). Les ovules ne peuvent donc pas se développer au même niveau; l'un se dirige vers le bas et l'autre vers le haut. Nous avons observé un cas, dans le même *Aralia racemosa*, où les deux ovules se dirigeaient vers le bas. Étant données la forme et l'insertion latérale des ovules, ceux-ci sont obligés de tourner leur sommet dans le plan radial de la cavité, le supérieur vers l'intérieur et l'inférieur vers l'extérieur. Ils deviennent donc hyponastes.

L'ovule supérieur avortera faute de place. Seul l'ovule inférieur continuera son développement. Nous ne nous occuperons que de ce dernier, dans les stades successifs que nous allons étudier. Nous indiquerons seulement, à la fin du chapitre, la structure maximum de l'ovule supérieur.

L'ovule, avant de se courber inférieurement pour descendre dans la loge, vient se heurter contre sa paroi externe. Le mamelon présente déjà à ce stade, à son sommet, une cellule sous-épidermique différenciée par sa taille, qui dépasse celle des éléments voisins; bien que le contour extérieur soit continu, l'on peut dire que cette cellule et les deux latérales vont contribuer à la formation du nucelle (fig. 7, Pl. VI). Cette cellule sous-épidermique, désignée par

Warming (1) sous le nom de « cellule privilégiée », n'est pas toujours différenciée à ce stade. C'est ainsi qu'on l'observe dans les figures 5 et 9 (Pl. VI), représentant le mamelon ovulaire de l'*Aralia racemosa*. Chez les *Hedera*, le *Fatsia japonica*, elle n'est différenciée que lorsqu'il est descendu dans la loge (fig. 10 et 11, Pl. VI).

En cherchant à occuper la partie inférieure de la cavité carpellaire, le mamelon se courbe donc latéralement en exécutant un premier mouvement. S'il naît à droite, il se courbe de gauche à droite ; s'il naît à gauche, il se courbe de droite à gauche. Il descend ensuite en se courbant extérieurement. Dans ces mouvements, il amène son sommet vers le fond de la loge et par suite la cellule sous-épidermique est située inférieurement, quelquefois un peu latéralement. La structure interne montre que cette multiplication est principalement le résultat de cloisonnements transversaux par rapport à la direction de l'ovule. Quelques cloisons longitudinales s'observent cependant et dédoublent les files cellulaires ; mais l'accroissement se manifeste surtout à la base (fig. 7, 9 et 11). La courbure externe n'est pas le résultat de divisions plus nombreuses des cellules sous-jacentes ; elle est due principalement à ce que celles-ci peuvent, sans être gênées, s'agrandir davantage. C'est ainsi que la figure 11 compte huit cellules dans la file latérale supérieure comme dans la file latérale inférieure ; seulement, dans la première file elles sont très grandes, polyédriques, tandis que dans la seconde elles sont aplaties.

Formation du tégument. — Lorsque le mamelon ovulaire a acquis une certaine taille, ses cellules ne paraissent plus en file ; seules celles de la base, qui semblent appartenir au funicule, peuvent se ramener à quelques lignées longitudinales (fig. 6, Pl. VI). La cellule privilégiée, qui se trouvait au sommet de l'ovule, un peu latéralement, grandit, se

(1) Warming, *loc. cit.*

divise même transversalement et produit par ce fait un soulèvement conique externe.

Déjà l'ovule se courbe sur la face interne et inférieure : c'est le troisième mouvement de courbure que nous observons ; il est le résultat de segmentations produites dans les cellules situées immédiatement sous l'épiderme placé le plus inférieurement dans l'ovule. Les cellules sous-épidermiques des bords de la base du cône se divisent longitudinalement ; elles forment ainsi les files latérales qui accompagnent la série axiale du nucelle et les cellules appartenant à l'épiderme nucellaire et à l'épiderme tégumentaire. Il suffit d'examiner les figures 6 et 8 pour se rendre compte exactement que les éléments *e n* et *e t* se correspondent. Par ces exemples, tirés de l'*Aralia spinosa*, on peut dire que le tégument débute par un cloisonnement longitudinal sous-épidermique, qui se continue dans l'épiderme lui-même, s'il y a lieu; son méristème prend donc naissance comme celui de la feuille. De plus, les éléments *et* (fig. 8) montrent que les cellules participant à la formation de l'épiderme interne du tégument peuvent contribuer par segmentation tangentielle à l'élargissement de ce même tégument. Nous ne croyons pas que plus de trois cellules sous-épidermiques suivent ce processus de cloisonnement; plus tard, la croissance intercalaire permet l'accroissement du nucelle et du tégument.

Ce dernier naît unilatéralement au point le plus externe ; le bourrelet qu'il forme gagne circulairement le funicule et arrive à former un cercle complet quand il a atteint le sommet du nucelle. Le bourrelet s'élargit par segmentation longitudinale de ses files cellulaires, en même temps qu'il cherche à envelopper complètement le nucelle (fig. 15, Pl. VII).

Par l'observation d'un certain nombre d'ovules, comme celui de la figure 12 (Pl. VI), on pourrait croire que le tégument s'accroît par une cellule apicale, comme certains axes, et donner une fausse interprétation de sa nature morphologique; mais il suffit d'un examen attentif

pour montrer que cette disposition est simplement due à la réflexion épidermique, résultant d'une multiplication sous-jacente.

Durant ce développement, des divisions nombreuses se sont produites dans la partie inférieure de l'ovule, et le nucelle est tourné vers le haut de la loge, le tégument arrivant à sa hauteur. A ce stade, l'ovule a la forme d'une demi-sphère, présentant sur le grand cercle de section un mamelon conique qui est le nucelle. Dans le funicule, une différenciation se manifeste. Au niveau de l'insertion, les cellules sous-épidermiques se cloisonnent tangentiellement à la surface et donnent des éléments allongés distribués en cinq assises (fig. 12, Pl. VI). C'est la première indication du faisceau raphéal. Avant même que le nucelle disparaisse dans le tégument, une première trachée (*t*), apparaît sur le bord interne de la masse procambiale que nous avons signalée tout à l'heure (fig. 13). Dans cette figure, on voit que le faisceau tend à se prolonger jusqu'aux files cellulaires qui sont en continuité avec celles du nucelle. La première segmentation tangentielle qui se produit semble délimiter deux cellules à fonction distincte : la plus interne (*b*) sera destinée à former des éléments ligneux et la plus externe (*l*) des éléments libériens.

La croissance intercalaire du tégument est plus rapide que celle du nucelle ; aussi celui-ci est-il bientôt inclus dans l'ovule, et, par son extension latérale, le tégument a formé un bourrelet circulaire ; son bord externe s'épaissit davantage au-dessus du nucelle pour former le canal micropylaire. Pour arriver à ce résultat, les multiplications sont plus nombreuses dans la région moyenne de l'ovule, région en ce moment supérieure au nucelle. Aussi, avant que la fleur s'ouvre, le bord externe du tégument vient-il heurter la partie inférieure du funicule vers le haut de la loge. Pendant cette formation, le funicule s'est accru en hauteur et surtout en épaisseur ; dans certaines espèces (*Hedera Helix*, *Fatsia japonica*), il présente au-dessus du micropyle un talon qui

fait fonction d'obturateur. Les *Aralia* ont un funicule assez grêle [illegible] (fig. 16, Pl. VII), mais il est recouvert de poils unicellulaires sur sa face externe ; ceux-ci renferment un noyau un peu allongé et des granulations protéiques se colorant fortement par l'hémalun-éosine. Ces poils sont très nombreux sur le funicule dans l'*A.* [illegible].

Les ovules des *Hedera* n'ont pas de poils sur le funicule, mais la face externe de ce dernier est tapissée de cellules épidermiques à protoplasme dense contenant aussi des granulations protéiques. Étant donné la présence de ces matières protéiques sur la surface funiculaire, il faut admettre que les tubes polliniques reçoivent un apport nutritif de ces poils ou de ces cellules épidermiques.

Formation du nucelle. — Nous avons vu que le nucelle se différencie dans le mamelon ovulaire par l'apparition d'une cellule sous-épidermique plus grande que ses voisines [illegible] ; cette cellule est accompagnée de chaque côté par d'autres qui [illegible] latéralement [illegible] (fig. 7, 10 et 11, Pl. VI). Cette cellule [illegible] grandit (fig. 11, Pl. VI), puis se segmente transversalement en deux éléments : le supérieur est la cellule [illegible] et l'inférieur est la cellule sub-[illegible] (fig. [illegible] et 8). En même temps, les cellules latérales sous-épidermiques se divisent [illegible] et contribuent à la formation de la [illegible] de l'épiderme nucellaire et des tissus [illegible] (fig. [illegible]). Les segmentations horizontales [illegible] pour [illegible] du nucelle pendant que les cellules [illegible] grandissent ou se divisent. Il n'y a presque que [illegible] sous-épidermiques qui prennent part à la formation [illegible] plus [illegible]ment [illegible] de ce dernier. Les [illegible] prédominants dans le tissu nucellaire sont [illegible]taux et les longitudinaux [illegible] tangentiels, ainsi que le montrent les sections transversales du nucelle (fig. 17, Pl. VII) vers la base. Leur direction

est moins nette. L'épiderme multiplie ses cellules par des cloisonnements perpendiculaires à sa surface.

Il résulte donc que, comme la feuille, le nucelle se développe par la multiplication des éléments sous-épidermiques; ce fait contribue donc à affirmer une fois de plus sa nature morphologique.

Certains auteurs ont observé des cas où le nucelle semblait naître au sommet du mamelon ovulaire et conclu, par là, qu'il pouvait avoir la valeur morphologique d'un axe. Nous ne croyons pas que le rapport de position puisse autoriser cette conclusion. D'ailleurs, nous avons observé des cas où la différenciation nucellaire se faisait latéralement et déjà quand l'ovule avait subi deux mouvements de courbure ; elle débutait par l'individualisation de la cellule sous-épidermique, qui apparaissait sur le côté externe, un peu au-dessus du sommet. On peut dire, il est vrai, que le point où cette apparition s'est faite est probablement le sommet réel du mamelon ovulaire avant ses mouvements de courbure. Mais puisque l'on accorde facilement la valeur de lobe de feuille à l'ovule, pourquoi n'accorderait-on pas la même valeur foliacée au sommet du mamelon ovulaire, vu que son histogenèse est la même?

Le nucelle reste toujours étroit dans les *Aralia*, les *Panax*; vers son milieu, on n'y compte guère plus de trois ou quatre files cellulaires. L'ovule de l'*Hedera Helix* a au moins cinq cellules à la région médiane du nucelle (fig. 22, Pl. VII). Chez le *Fatsia japonica*, nous avons observé des nucelles très larges avec dix files cellulaires, mais le plus souvent ce nombre se réduit à huit, quelquefois six (fig. 21). Le nucelle des *Meryta* en comprend sept à huit.

Des différenciations particulières se signalent dans le nucelle, quand il est près d'atteindre sa taille définitive. La cellule apicale ne se divise pas ou se divise. Quand elle le fait, elle donne deux cellules, soit par cloisonnement longitudinal, soit par cloisonnement tranversal. Sur soixante-deux observations faites dans l'*Aralia racemosa*, elle est

restée indivise pour quatorze cas (fig. 24); elle s'est segmentée longitudinalement dans quinze exemples (fig. 14, Pl. VII); dans trente-trois cas, elle a donné deux cellules par cloisonnement horizontal.

La cellule subapicale se divise aussi quelquefois. Dans la même série d'exemples, elle s'est divisée pour dix-sept cas et elle est restée indivise chez les quarante-cinq autres. Cette cellule subapicale, ou la plus inférieure qui en provient, se différencie en cellule mère primordiale. Elle grandit tout d'abord, puis présente un protoplasme dense et un gros noyau. Elle se signale comme une cellule très active (fig. 21, 22, 25).

En règle générale, la cellule mère primordiale se divise et donne deux cellules sœurs présentant la même activité; la cloison séparative est convexe par rapport à l'élément inférieur (fig. 18 et 32); ce dernier est toujours de taille prédominante et se prolonge ordinairement en pointe vers la base du nucelle. Nous assistons à l'agrandissement de la cellule inférieure et à sa division pour former ainsi une série axile de trois cellules sœurs. C'est bien la cellule inférieure qui produit la seconde cellule de la série, car nous l'avons observée plusieurs fois en mitose (fig. 33). L'ordre d'apparition des cloisons de cette série est donc basipète. La dernière cellule de la lignée est la cellule mère du sac embryonnaire.

Dès lors nous allons voir le nucelle disparaître, en même temps que le sac embryonnaire se former. Mais avant d'étudier ces deux ordres de phénomènes nous passerons en revue les exceptions que nous avons trouvées à ces différentes règles.

1° La cellule mère primordiale est placée immédiatement sous l'épiderme dans un ovule d'*Aralia spinosa* et d'*Hedera Helix* var. *Regnoriana*. Chez l'*A. spinosa*, cette cellule s'insinue en pointe dans le nucelle et semble être la cellule privilégiée (fig. 28, Pl. VII). Tandis que, dans le second cas, cette cellule privilégiée paraît bien avoir subi une division,

de sorte que ce serait la cellule apicale qui se serait différenciée en cellule mère primordiale (fig. 23). Ces exemples rappellent ce que l'on observe dans les ovules monochlamydés, où la cellule sous-épidermique devient la cellule primordiale et quelquefois même le sac embryonnaire (1), tels que ceux décrits par B. Jönsson (2) dans *Lonicera*, *Polemonium*, *Plantago major*, *Adoxa moschatellina*, *Balsamine hortensis*, *Escallonia micrantha*. On rencontre des cas semblables dans les ovules dichlamydés qu'il a figurés : *Malva crispa*, *Lathyrus odoratus*, *Begonia tuberosa*, *Peperomia reniformis*, *Centrolenis tenuior*.

Cette cellule primordiale différenciée sous l'épiderme a donné quatre cellules sœurs dans un ovule d'*Aralia cachemirica* et d'*A. racemosa* (fig. 31, Pl. VII).

2° La cellule subapicale s'est divisée longitudinalement et deux cellules mères primordiales se sont différenciées (*Fatsia japonica*). Deux exemples, trouvés chez l'*A. racemosa*, se ramènent au cas présent ; on y trouve, en effet, deux séries axiles de deux cellules sœurs chacune (fig. 35, Pl. VII).

3° Dans deux ovules, l'un d'*A. racemosa*, l'autre de de *Fatsia japonica*, la série axile existait au milieu du nucelle, mais une cellule latérale s'est en outre différenciée en cellule primordiale (fig. 30).

4° Dans le *Fatsia japonica*, on rencontre souvent plusieurs séries de cellules sœurs, tantôt provenant de la segmentation longitudinale de la cellule primordiale, tantôt de la différenciation d'une cellule latérale en cellule primordiale. Dans un exemple, on trouve six cellules sœurs formant deux séries contiguës de trois et une autre série près de l'épiderme avec deux cellules sœurs. Un autre ovule présentait deux cellules primordiales isolées dans le nucelle ; l'une s'est divisée longitudinalement et, par une cloison horizontale, a produit deux séries contiguës de deux cellules sœurs

(1) Warming, *De l'ovule* (Ann. Sc. nat., 6e série, t. V).
(2) B. Jönsson, *Om embryosackens utweckling hos angiospermerna.*

chacune ; l'autre s'est divisée seulement longitudinalement (fig. 20).

Un autre exemple nous montre que ce n'est pas toujours la cellule subapicale qui donne la série axile. Dans la figure 26, la cellule sous-épidermique a produit trois cellules et latéralement, un peu plus bas, une cellule primordiale a donné deux séries de deux cellules sœurs chacune.

5° Nous avons observé de nombreux cas où la cellule primordiale avait donné quatre cellules sœurs (fig. 29, Pl. VII). Elles proviennent d'une première division transversale, puis d'une division de chacun des éléments formés. La figure 34 le prouve suffisamment, par la cellule inférieure de la série qui est en mitose, et les deux cellules supérieures dont la position réciproque montre nettement leur origine commune. Cette cinèse au stade de la plaque équatoriale doit avoir sûrement pour résultat de donner une série axile de quatre éléments et non pas de former deux noyaux au sac embryonnaire ; c'est que souvent, en effet, les deux premiers noyaux du sac embryonnaire n'existent que quand le nucelle est déjà en grande partie refoulé.

Cette observation a été faite chez un certain nombre d'espèces (*A. racemosa*, *A. cachemirica*, *A. spinosa*, *Hedera Helix*, *Fatsia japonica*, *Acanthopanax sessiliflorum*).

6° Un cas particulier s'est trouvé dans un ovule d'*Aralia cachemirica* (fig. 38, Pl. VII). La cellule mère primordiale s'est allongée jusqu'à la base du nucelle et a produit quatre noyaux en file, sans former les cloisons séparatives correspondantes. Une question se pose maintenant ; comment expliquer la formation du sac embryonnaire? On peut admettre que la cellule primordiale s'est différenciée directement en sac embryonnaire et ce cas rappelerait la formation du sac dans le *Medicago*, le *Melilotus* (1) ; alors il n'y aurait pas formation de cellules sœurs, contrairement à ce que l'on observe dans tous les ovules. Ou bien, ce qui est peu

(1) Guignard, *Embryogénie des Légumineuses* (Ann. Sc. nat., 6e série, t. XII, 1881).

probable, les trois noyaux supérieurs disparaîtraient et le noyau inférieur suivrait ensuite la loi générale de Strasburger concernant les divisions du noyau du sac embryonnaire. En se ralliant à la première hypothèse, il faut remarquer que les quatre noyaux en question ne sont pas placés comme dans le sac embryonnaire où deux partitions nucléaires se sont produites.

7° Dans quelques ovules, les cellules sœurs supérieures à la cellule mère du sac embryonnaire se sont divisées longitudinalement. Chez l'*Aralia racemosa*, nous avons rencontré un nucelle avec une série axile primitivement composée de quatre cellules sœurs; les trois supérieures se sont divisées, et dans la cellule contiguë au sac il y a deux noyaux sans cloison séparative (fig. 36). Un autre ovule de la même espèce présente une série axile de quatre cellules sœurs; l'avant-dernière contient deux noyaux, la partition nucléaire n'a pas été accompagnée de cloison séparative (fig. 37). Chez le *Fatsia japonica*, la cellule primordiale a donné trois cellules composant la série axile, l'avant-dernière seule s'est divisée (fig. 19). Ces derniers cas rappellent ce que l'on a observé dans les *Phasoleus*, *Erythrina*, *Cercis*, où ce fait est à peu près constant (1).

8° Une autre anomalie s'est rencontrée dans un ovule d'*Aralia racemosa*. La série axile comprend trois cellules et c'est la seconde qui donne le sac embryonnaire. Les deux cellules extrêmes ont été refoulées par elle, et celle-ci présente une vacuole et deux noyaux occupant chacun une extrémité de la cellule. La cellule inférieure donnant habituellement le sac embryonnaire constitue dans le cas présent une anticline (2) (fig. 27).

Étant donnée la présence de plusieurs séries longitudinales de cellules sœurs, nous aurions pu penser trouver

(1) Guignard, *loc. cit.*

(2) Vesque, *Développement du sac embryonnaire des Phanérogames angiospermes* (Ann. Sc. nat., 6e série, t. VI, 1878). — *Nouvelles recherches*, t. VIII, 1879.

plusieurs sacs embryonnaires développés dans le nucelle. Cela ne s'est jamais présenté. La dernière cellule d'une des séries axiles prenait toujours la prépondérance et se développait seule en sac embryonnaire ; il faut bien se rendre compte que, dans cette famille, le nucelle est très étroit et qu'il n'y a réellement place que pour un sac embryonnaire, quand il est destiné à arriver à complet développement. Si l'on excepte ce fait, la pluralité des séries longitudinales et les divisions des cellules supérieures au sac apportent néanmoins une nouvelle force à la théorie qui homologue l'ovule à un macrosporange, le tégument représentant l'indusie. D'ailleurs l'ovule avec anticline montre qu'une des cellules sœurs peut donner le sac embryonnaire.

L'espèce qui offre le plus de variabilité au point de vue de la constitution du nucelle et de ses séries axiles, est le *Fatsia japonica* ; c'est là, en effet, qu'on trouve le plus de cellules mères dans le nucelle.

M. Mottier (1), en étudiant l'embryogénie des Renonculacées, a constaté la présence de séries à quatre cellules et de séries à trois cellules, fait que nous avons observé aussi dans les ovules des Araliacées. Il pose, sans la résoudre, la question de savoir quel est le nombre primitif. Si les nucelles à plusieurs séries axiles marquent le retour vers le type primitif, le *Fatsia japonica* est l'espèce qui tend vers ce type ; c'est aussi chez elle que l'on rencontre le plus souvent quatre cellules sœurs ; il se justifie assez de dire que le nombre quatre est le primitif. D'un autre côté, nous pouvons nous demander si la division des cellules supérieures au sac constitue un caractère nouveau d'élévation et par suite nous éloignant du type primitif, ou une descendance vers le caractère ancestral. On ne connaît pas de divisions dans les cellules sœurs chez les Gamopétales ; elles ne se rencontrent que chez les Dialypétales. La seconde hypothèse est la plus probable et la présence de quatre cellules sœurs constitue

(1) D. M. Mottier, *Contribution to the embryology of the Ranunculaceæ* (Bot. Gaz., XX, 1895, p. 241-249, Pl. XVII-XX).

un caractère se rapprochant plus de la souche originelle.

B. Jönsson (1) figure le nucelle de l'*Hedera Helix* avec quatre cellules sœurs ; il décrit donc l'exception et de plus sa description correspond à la différenciation de la cellule sous-épidermique en cellule primordiale.

Les différents cas que nous avons passés en revue nous ont permis d'affirmer, une fois de plus, la théorie de l'homologation de l'ovule au macrosporange et nous montrent, en outre, que pour tirer des conclusions en pareille matière il est prudent de voir un assez grand nombre d'échantillons.

Pour être complet, il est bon de faire connaître le maximum de développement atteint par l'ovule ascendant. Dans l'*Aralia racemosa*, la partie supérieure de la loge présente un cul-de-sac, qui part de l'insertion de l'ovule descendant et se dirige à 45° vers la région axiale de l'ovaire. C'est dans ce cul-de-sac étroit qu'est logé l'ovule ascendant. Du côté interne, le tégument est indiqué par un petit bourrelet qui se continue autour du mamelon nucellaire pour devenir presque nul du côté externe. Dans le nucelle, la cellule subapicale se différencie par sa taille. On distingue dans la région funiculaire quelques éléments allongés figurant la partie conductrice.

Chez le *Fatsia japonica*, l'ovule ascendant occupe une place analogue dans la loge (fig. 143, Pl. XIII) ; mais son développement atteint un maximum plus élevé que dans l'exemple précédent. Le bourrelet tégumentaire arrive à entourer complètement le nucelle ; celui-ci, d'ailleurs, présente une série axiale de trois cellules sœurs différenciées comme lorsque l'ovule est destiné à donner un sac embryonnaire (fig. 142, Pl. XIII). Dans les autres Araliacées, la structure définitive de l'ovule ascendant flotte entre ces deux maxima décrits plus haut. Chez le Lierre, cette structure est la même que celle observée chez les *Aralia* (fig. 144, Pl. XIII). Cette masse parenchymateuse qu'est l'ovule supérieur arrive à se

(1) B. Jönsson, *loc. cit.*, p. 56, fig. 7, pl. IV.

dessécher, faute de place et de système conducteur aboutissant au funicule. Aux stades de formation de l'albumen, il est représenté dans le haut de la loge carpellaire par un petit amas de cellules à parois un peu recroquevillées ; ces cellules sont vides ; les colorants révèlent parfois contre la membrane une lame de protoplasme desséché contenant un noyau.

Disparition du nucelle. — Lorsque la cellule primordiale a donné la série axile de cellules sœurs, l'on assiste à la disparition du nucelle. Ces cellules présentent une grande activité, révélée par un protoplasme très dense et un noyau très gros ; elles absorbent fortement d'ailleurs les matières colorantes. Elles commencent par gélifier un peu leurs parois (fig. 39 et 32, Pl. VII), ce qui fait donner à celles-ci l'aspect collenchymenteux signalé par Warming et tous les auteurs qui ont étudié la formation du sac embryonnaire. Les éléments supérieurs et latéraux du nucelle sont bientôt l'objet de l'action diastasique manifeste révélée par les cellules sœurs. Les parois de ces éléments se gélifient aussi et leur contenu perd toute netteté structurale ; en même temps, le sac embryonnaire s'agrandit, les cellules sœurs supérieures sont refoulées et prennent l'aspect en verre de montre (fig. 40, Pl. VII). Elles forment deux lames convexes concaves recouvrant le sommet du sac ; leur protoplasme présente un signe manifeste de dégénérescence (fig. 41, Pl. VII) ; plus de noyau distinct, rien qu'une lame fortement colorée lorsque l'on a fait agir les colorants.

Quand le sac a deux noyaux (fig. 42, Pl. VII), il ne reste plus que l'épiderme sur les parties latérales et une assise cellulaire sous-jacente au sommet. Toutes les autres cellules ont constitué une gelée, dans laquelle le protoplasme est représenté par des lames minces qui se colorent fortement encore par les carmins ou l'hématoxyline. Il ne reste plus qu'un côté latéral de l'épiderme, quand le sac possède quatre noyaux (fig. 43, Pl. VII) ; les deux cellules sœurs signalent encore leur présence par deux lames très minces, situées au

sommet. Bien souvent on ne reconnaît plus les vestiges de ces cellules. Toutefois nous avons observé des sacs de *Fatsia japonica* complètement développés dont le sommet était couvert par deux lames en verre de montre. Tout le nucelle est résorbé dans ses parties latérales et supérieure lorsque le sac a huit cellules ; on ne trouve à sa surface qu'une mince couche membraniforme dans laquelle on a peine à déceler, par les colorants, un résidu protoplasmique.

Différenciation du sac embryonnaire. — Les partitions du sac embryonnaire suivent la loi générale donnée par Strasburger (1). Les plans suivant lesquels se font les divisions varient avec les stades et la place qu'occupent les noyaux formés. Cependant il existe une certaine constance dans la famille des Araliacées et nous sommes de l'avis de M. Guignard, quand il dit que ces phénomènes sont subordonnés à la forme de la cavité.

Lorsque la cellule mère du sac s'est agrandie, son noyau central se divise suivant un plan perpendiculaire à l'axe longitudinal du nucelle et les deux noyaux formés occupent l'un le sommet du sac et l'autre la base ; une grande vacuole en occupe la région centrale (fig. 42, Pl. VII, et fig. 46, Pl. VIII). Le noyau supérieur se segmente à son tour suivant un plan parallèle au grand axe du sac, tandis que le noyau inférieur le fait suivant un plan perpendiculaire. Aussi, au stade possédant quatre noyaux, on trouve dans le sac deux noyaux supérieurs à même hauteur et deux inférieurs dans le prolongement l'un de l'autre (fig. 43). Cette disposition est due à la forme de la cavité embryonnaire ; dans la partie supérieure, le sac présente une grande courbure convexe, les noyaux peuvent donc être situés presque sur le même plan ; dans la partie inférieure, le sac forme un cæcum qui s'enfonce dans le reste du nucelle, aussi les noyaux de la base sont-ils superposés. Cependant nous avons rencontré deux cas où, au stade quatre, les deux noyaux inférieurs

(1) Strasburger, *Ueber Befruchtung und Zelltheilung*. Iéna, 1878.

se trouvaient dans un plan horizontal (fig. 45, Pl. VII).

La partition suivante porte les noyaux à huit et intéresse simultanément les quatre noyaux du sac. Un noyau supérieur se partage suivant un plan parallèle au grand axe de la cavité embryonnaire et le second noyau le fait suivant un plan perpendiculaire.

Dans le groupe inférieur du sac, le noyau supérieur se divise suivant un plan parallèle au grand axe et l'inférieur suivant un plan perpendiculaire (fig. 47 et 48, Pl. VIII).

Ces segmentations ne se font pas comme chez le *Cytisus Laburnum*, le *Cercis siliquastrum* (1) et le *Lilium Martagon* (2). La disposition du groupe quaterne supérieur est la même; celle du groupe inférieur diffère; les deux noyaux supérieurs de ce groupe sont dans le prolongement l'un de l'autre, les deux inférieurs sont dans le même plan.

Elles ne concordent pas non plus avec celles observées dans les Cactées (3). Le groupe quaterne supérieur provient de deux divisions perpendiculaires à l'axe longitudinal et le groupe inférieur de deux divisions parallèles à ce même axe.

Les huit noyaux se placent dans le sac suivant le dispositif décrit par Hofmeister, Strasburger, Guignard, etc. Les deux supérieurs forment les deux synergides; le troisième, le plus près du sommet, l'oosphère; le quatrième est le noyau polaire supérieur. Dans le bas de la cavité, les trois plus inférieurs donnent les antipodes, le plus élevé du groupe est le noyau polaire inférieur. Le protoplasme du sac s'est plus fortement condensé aux extrémités; vers le milieu, il y a une grande vacuole traversée par plusieurs trabécules plasmiques. Les synergides, l'oosphère et les antipodes sont entourées d'une membrane délicate. Les cellules supérieures se vacuolisent et les deux synergides

(1) Guignard, *loc. cit.*

(2) Guignard, *Nouvelles études sur la fécondation* (Ann. Sc. nat. Bot., 7e série, t. XIV).

(3) D'Hubert, *Recherches sur le sac embryonnaire des plantes grasses* (Ann. Sc. nat., 8e série, t. II, 1896).

ont leur vacuole postérieure, l'oosphère a sa vacuole antérieure ; on n'en observe pas dans les antipodes. Au début de leur individualisation, les synergides sont ovoïdes; elles changent bientôt pour devenir pyriformes et introduire leur pointe dans la base du canal micropylaire. En même temps, leur protoplasme est plus dense et se colore plus fortement par l'hématoxyline ; comme on y observe de nombreuses granulations réfringentes et comme le noyau y a conservé sa netteté structurale, il faut admettre que ces cellules jouent un rôle nutritif et peut-être attractif pour le tube pollinique. L'oosphère est quelquefois un peu allongée et s'insinue entre les deux synergides et sur le côté ; souvent elle est ronde et suspendue sous les deux synergides. Les antipodes sont enfoncées dans le cæcum du sac, qui plonge dans le reste du nucelle. Dès leur individualisation elles manifestent un signe évident de régression et bien avant la fécondation elles auront disparu ; leur protoplasme ne présente aucun détail structural, il se colore fortement par le carmin et l'hématoxyline et le noyau n'est bientôt plus distinct. Elles sont quelquefois placées dans le prolongement l'une de l'autre, la supérieure étant un peu latérale (fig. 50, Pl. VIII) ; d'autres fois, les deux inférieures sont allongées et s'enfoncent côte à côte dans le cæcum du sac, la troisième les recouvre et se place latéralement (fig. 49, Pl. VIII). Le sac semble les isoler immédiatement, car la membrane qui recouvre la dernière est plus épaisse que les parois qui leur sont communes. Étant donnée leur durée éphémère, les antipodes ne peuvent donc jouer aucun rôle dans la nutrition du sac embryonnaire ; à ce point de vue, il n'y a rien de semblable à ce qui se passe chez les Composées (1).

La fusion des deux noyaux polaires s'opère près du groupe supérieur du sac, bien avant la fécondation et l'ouverture de la fleur. Le noyau polaire inférieur fait la plus grande

(1) M[lle] Goldflus, *loc. cit.*

partie du chemin et prend un point de contact avec le noyau polaire supérieur (fig. 52, Pl. VIII); bientôt la membrane disparaît dans la région de contact, les deux nucléoles se rapprochent et se réunissent (fig. 51). Pendant la fusion, la masse nucléaire un peu étranglée vers son milieu présente des corps fusiformes ou de petites sphérules de chromatine que l'on met en évidence par l'hématoxyline. Toute la nucléine du noyau est donc répartie en petits nucléoles disséminés dans toute la masse et en deux gros qui arrivent à n'en plus former qu'un seul. En confectionnant les coupes au microtome, il est arrivé assez souvent que, par l'action mécanique du rasoir, ce gros nucléole a été transporté plus loin; ceci tend à prouver une fois de plus que le nucléole est dans un utricule, puisqu'il en sort sans bavure, sans emporter aucune parcelle caryoplasmique (fig. 53, Pl. VIII). Nous avons dit que les antipodes perdaient toute netteté structurale, mais les autres noyaux du sac sont aussi intéressants à observer que le noyau secondaire. Voyons celui de l'oosphère. A sa surface, une mince membrane se colore par l'éosine, ce qui nous indique qu'elle est de nature plasmique. En son intérieur, on peut compter de quarante à cinquante petites granulations fortement colorées par l'hématoxyline, n'ayant pas toutes les mêmes dimensions. Un gros nucléole occupe le quart du volume total du noyau; il est entouré par une auréole claire; la masse interne retient l'hématoxyline d'une façon moyenne, tandis qu'au centre il y a un point très fortement coloré. D'autres noyaux ont été observés; et on en rencontrait avec des nucléoles présentant un croissant fort coloré et le reste allait en s'estompant. Ceci indiquerait que la nucléine n'est pas répartie également dans les nucléoles.

Sous les synergides et l'oosphère, le protoplasme est plus dense que dans les autres parties du sac; près du noyau secondaire, il y a des granulations que l'hématoxyline colore fortement; ce sont des corps lécithiques, qui seront utilisés aussitôt la fécondation opérée (fig. 50, Pl. VIII). Les trabé-

cules protoplasmiques montrent en outre de petites cavités sphériques n'atteignant pas 1 μ de diamètre ; c'est l'éosine qui les fait apparaître en colorant un peu plus le protoplasme voisin ; ce dernier serait donc à structure alvéolaire.

Bon nombre d'auteurs ont trouvé dans le sac embryonnaire des matières de réserve. Schacht a vu de l'amidon dans celui de la Capucine. M. Guignard en a observé dans l'*Acacia farnesiana*, le *Phaseolus*, les Cactées. M. d'Hubert a étudié le rôle nutritif de l'amidon de réserve dans le sac embryonnaire des Cactées, des Mésembrianthémées, des Crassulacées et autres plantes grasses. Tulasne a remarqué aussi des matières grumeleuses de nature albumineuse dans le sac des Véroniques, des Composées. M. Guignard signale dans les Cytises des granulations brillantes, dont quelques-unes ressemblent à des globules graisseux. Ces exemples montrent que les sacs embryonnaires peuvent réaliser la phase de réserve de l'aliment, signalée comme nécessaire par certains biologistes. Dans le cas particulier des Araliacées, le sac accumule des granulations protéiques très nombreuses et très petites dans les premiers temps de sa formation et moins nombreuses, mais plus grosses avant la fécondation. Cette forme albuminoïde de la matière de réserve s'explique facilement, si l'on tient compte que chez ces plantes l'amidon ne s'y rencontre que dans l'appareil végétatif ; l'albumen présente seulement des grains d'aleurone. D'ailleurs le nucelle et le tégument de l'ovule ne renferment jamais de grains d'amidon.

Lorsque le sac embryonnaire est prêt pour la fécondation, les antipodes ne sont plus distinguables. Toute l'activité réside dans la région supérieure. Les deux synergides ont leur noyau assez grêle et à peine visible et leur protoplasme, occupant principalement la partie effilée, renferme des granulations protéiques très petites. Il est à remarquer que l'oosphère contient moins de ces granulations, mais son noyau est souvent plus gros ; il atteint parfois les deux

tiers du diamètre du noyau secondaire (fig. 53, Pl. VIII) (*Hedera Helix* var. *digitata*).

Chez toutes les Araliacées, la forme du sac est la même ; seulement son volume varie avec la taille de l'ovule et par suite avec celle de l'ovaire. Cependant dans les ovaires à nombreux carpelles, comme chez les *Meryta*, le sac embryonnaire est moins large relativement que chez les *Hedera* et les *Aralia*; l'ovule est plus allongé et la largeur du sac n'atteint pas le quart de la longueur, tandis que chez l'*Hedera Helix* la largeur dépasse la moitié de la longueur.

Modifications apportées au tégument. — Avant que le sac embryonnaire ne soit directement en contact avec le tégument, celui-ci s'est différencié en deux zones ; la zone externe reste d'une activité moyenne et présente sur sa limite interne des cellules cristalligènes avec macles d'oxalate de calcium ; l'autre zone se distingue par des cellules avec noyau plus volumineux et un protoplasme chargé de petites granulations absorbant l'hématoxyline. En même temps l'épiderme interne prend un développement particulier ; ses cellules sont prismatiques ou cylindriques ; leur protoplasme est vacuolisé et très dense ; leur noyau est petit relativement à la taille des cellules et renferme un ou plusieurs nucléoles assez grêles (fig. 61, Pl. VIII). Cette assise, désignée sous le nom d'assise épithéliale par plusieurs auteurs, varie d'aspect et d'activité suivant l'épaisseur du tégument et les espèces. Chez les *Aralia racemosa*, *spinosa*, *cachemirica*, les cellules sont presque cubiques en regard de la moitié supérieure du sac embryonnaire ; elles sont un peu plus allongées radialement vers la base du nucelle. Le tégument est plus épais dans l'ovule des *Hedera* ; aussi les cellules épithéliales sont-elles plus grandes ; vis-à-vis la partie inférieure du sac, elles sont nettement cylindriques avec direction radiale. Le *Fatsia japonica* a un ovule à tégument épais ; le funicule présente même du tissu lacuneux à hauteur du micropyle ; en regard de la partie nucellaire restante, les cellules épithéliales s'allongent beaucoup et forment des

éléments semblables aux tapètes décrites par Mlle Balicka-Iwanovska (1) dans quelques ovules monochlamydés.

Cette assise épithéliale est nettement digestive; sa constitution histologique, les phénomènes subséquents à sa différenciation, prouvent surabondamment qu'elle joue un rôle physiologique spécial. Elle s'isole d'ailleurs du sac embryonnaire en cutinisant sa surface et ses parois latérales. En faisant agir la liqueur de Schweizer sur des coupes d'ovaires fixés à l'alcool, les membranes des cellules du tégument se dissolvent, tandis que les parois superficielles et latérales des cellules épithéliales restent en solution de continuité, même après pression de la lamelle sur la lame. La réaction de l'acide cérinique a été faite par l'action de l'acide chromique en solution concentrée et de l'alcool absolu. Les préparations provenant d'échantillons fixés par le liquide de Flemming permettent de différencier nettement ces parois cutinisées des autres membranes cellulosiques ; la cuticule se présente sous forme d'un liséré jaune suivant latéralement le sac et se prolongeant jusqu'à la base du nucelle. La présence de cutine a encore été mise en évidence par le vert d'iode, la fuchsine ammoniacale, le violet de Hanstein. Ces réactions et ces colorations prouvent surabondamment que le sac embryonnaire est protégé par une lame isolante de cutine contre l'action digestive des cellules épithéliales. En outre, si l'on admet que les parois cutinisées sont peu favorables aux échanges osmotiques, il faut conclure que la nutrition du sac se fait principalement par la base du nucelle, au moins dans le premier temps de formation de l'albumen.

Dès le début de la différenciation de l'assise épithéliale, on voit les cellules voisines du tégument gonfler leurs parois ; leur contenu protoplasmique qui était très dense devient plus clair ; bientôt la cavité cellulaire se réduit de plus en plus et la masse interne ne présente plus aucun

(1) Dr G. Balicka-Iwanovska, *loc. cit.*

détail structural. Lorsque l'action s'est étendue jusqu'aux cellules cristalligènes, les éléments internes ne sont plus distincts; à peine peut-on encore reconnaître la lamelle moyenne; les colorants cytologiques ne révèlent plus ni protoplasme ni noyau. Durant ce processus de gélification, l'albumen s'accroît et refoule l'assise épithéliale qui, elle-même, subit le phénomène de dégénérescence (fig. 54, Pl. VIII); la zone interne et cette assise se réduisent alors à une couche membraniforme. L'action se continue dans les assises de la zone externe et leurs parois se gonflent sans cependant que les éléments histologiques perdent leur individualité (fig. 55). Plus loin, nous étudierons la destinée de cette zone externe avec la formation de l'albumen.

Nous avons essayé quelques réactions pour nous renseigner sur la nature biologique de ces modifications. En faisant agir l'eau iodée sur les coupes déshydratées, les membranes gélifiées des cellules de la zone interne se colorent en vert-bleu, mais pas d'une façon uniforme; la coloration est quelquefois plus intense contre le protoplasme. En chauffant la préparation, la coloration disparaît et réapparaît par refroidissement, phénomène rappelant les caractères des iodures d'amidon et de glycogène. Ces membranes se colorent en violet par le mélange rouge-Congo-azoviolet. Elles sont fort gonflées et présentent des strates par l'éclairage oblique ; si l'on fait agir les déshydratants, la réfringence et les strates disparaissent. Aussi, dans les préparations montées dans le baume de Canada, il est difficile de s'apercevoir de la gélification du tissu formant la zone interne; on n'observe, en effet, que la lamelle moyenne et, détaché de cette lamelle, un peu de protoplasme légèrement coloré ; quelquefois même la cellule paraît vide. On conclut de là que ces parois gélifiées sont très riches en eau.

Sur des coupes fraîches d'ovules, en faisant agir la teinture de gaïac, on obtient la réaction bleue dans ces parties gonflées ; elle est plus intense près de l'assise épithéliale. Elle est plus rapide si, après avoir enlevé l'excès de tein-

ture, on ajoute une goutte d'eau oxygénée. La réaction ne se produit pas avec des coupes faites dans des ovules fixés par l'alcool à 95°. Si ces coupes déshydratées séjournent dans l'eau bouillie et refroidie pendant vingt-quatre heures sous cloche humide, elles permettent d'obtenir la réaction bleue par la teinture de gaïac. L'action de la chaleur empêche aussi la coloration. Ces caractères, associés à la présence d'une assise sécrétrice, permettent de conclure que la gélification d'une partie du tégument est due à une action biologique rappelant les phénomènes diastasiques.

Nous verrons plus loin que ce processus de gélification est tout à fait semblable à celui des cellules albuminifères voisines de l'embryon.

Formation du spermoderme. — Nous venons de voir que, dans tous les ovules étudiés, la zone interne du tégument ovulaire donnait une couche membraniforme, la zone externe formait un tissu écrasé contenant quelques macles d'oxalate de calcium ; restaient intacts l'épiderme superficiel, et parfois l'assise sous-jacente, ainsi que le raphé avec son faisceau. Par suite de l'action digestive de la couche superficielle de l'albumen, action que nous développerons plus loin, qui continue celle de l'assise épithéliale, le tissu de la zone externe se gélifie aussi ; lorsque la graine est mûre, toute la masse du tégument est réduite à son épiderme externe, à aspect variable suivant les espèces, et à une couche membraniforme contenant dans sa masse quelques macles d'oxalate de calcium que l'on met surtout en évidence par la solution aqueuse potassique au dixième.

Il reste à étudier dans le spermoderme la partie provenant des parois ovariennes ou à proprement parler de l'endocarpe.

Dans l'*Aralia racemosa*, au stade de l'apparition du nucelle, les trois assises superficielles de la loge sont distinctes et constituent les trois couches initiales de la partie sclérifiée du spermoderme. Leurs cellules sont prismatiques et deux à trois fois plus longues que larges ; avant toute division tangentielle à la surface, elles se multiplient par des

cloisonnements perpendiculaires, tout à fait comme les cellules épidermiques. Toutes ces cellules s'allongent bientôt et prennent la direction caractéristique des trois zones que nous trouvons dans la graine mûre.

L'assise externe se divise par des cloisons à direction indifférente et produit des fibres transverses légèrement obliques. Quand elle comprend trois ou quatre rangées cellulaires, des cloisonnements tangentiels apparaissent dans la seconde assise, pour former une couche de trois ou quatre épaisseurs d'éléments à direction longitudinale (fig. 6, Pl. VI).

L'épiderme de la loge reste tel et ne se dédoublera pas ; les fibres qu'il donnera seront obliques. Dès que le sac embryonnaire est différencié, tous les éléments constitutifs de l'endocarpe sont formés ; ils sont fusiformes avec un noyau cylindrique, et leur membrane n'est pas encore lignifiée. Lorsque la fécondation a eu lieu et qu'un certain nombre de noyaux se trouvent dans le sac, les parois de ces cellules s'imprègnent de lignine (fig. 54) ; plus tard, quand l'albumen constitue un tissu massif, toutes les cellules de l'endocarpe se sclérifient complètement, en même temps leurs lamelles moyennes se gonflent.

Donc, à la maturité, la graine d'*Aralia racemosa* présente un spermoderme comprenant les parties suivantes :

1° Une couche membraniforme avec quelques macles d'oxalate de calcium (*cm*, fig. 141, Pl. XIII) ;

2° Une couche d'une ou deux assises d'éléments aplatis, à parois imprégnées de tannin, la dernière formée par l'épiderme externe du tégument (*te*) ;

3° Une assise de cellules sclérifiées à direction oblique, sans solution de continuité avec la précédente, provenant de l'épiderme de la loge carpellaire (*ec*) ;

4° Une couche de trois à quatre rangées de fibres longitudinales, formée par l'assise sous-épidermique (*fl*) ;

5° Une couche de cinq à sept assises de fibres transversales obliques, provenant de la seconde rangée de cellules sous-épidermiques (*fo*).

Les fibres de ces trois dernières zones sont fortement épaissies et présentent quelques ponctuations simples, dues à la réduction de la membrane à sa lamelle moyenne. Aux extrémités du plus grand diamètre de la section, elles sont longitudinales et forment dans le spermoderme deux lignes où la cohésion est plus faible. Aussi, à la germination, les forces latérales qu'exercent l'embryon en voie de développement amènent-elles la rupture suivant ces deux lignes de moindre résistance et la formation de deux valves qui permettent la sortie de la jeune plantule.

M. J. Godfrin (1), en décrivant le tégument séminal de l'*Aralia racemosa*, considère l'enveloppe épaissie dont nous venons d'étudier l'origine et la formation comme appartenant à la graine; nous avons vu qu'il n'en était pas ainsi et que cette partie dure constitue simplement le noyau d'un fruit drupacé.

Les graines d'*Aralia spinosa*, *A. cordata*, *A. cachemirica*, *A. mandshuriana* ont un spermoderme tout à fait semblable à celui des graines d'*A. racemosa*. Dans quelques espèces, certaines couches peuvent prendre un grand développement. Chez le *Meryta macrophylla*, la quatrième compte sept à dix assises de fibres longitudinales, tandis que la cinquième n'a que trois rangées de fibres obliques (fig. 139). Au contraire, la cinquième a la plus grande importance dans l'*Acanthopanax sessiliflorum* ; elle comprend une vingtaine d'assises de cellules à parois inégalement épaisses, à direction oblique, et la quatrième a seulement deux assises de fibres longitudinales (fig. 138). La couche la plus externe formée de fibres obliques, peut faire défaut dans le tégument séminal des espèces suivantes : *Aralia trifoliata*, *Panax Murrayi*, *Eleutherococcus senticosus*, *Fatsia japonica*, *Heptapleurum venulosum*, *Oreopanax capitatum*. Alors les variantes portent simplement sur le nombre d'assises de fibres longitudiales ; il y en a quatre, parfois cinq, chez

(1) J. Godfrin, *Étude histologique sur les téguments séminaux des Angiospermes*. Nancy, 1880.

A. trifoliata (fig. 136), *Panax Murrayi* (fig. 140), trois chez *Eleutherococcus senticosus*, deux chez *Fatsia japonica*, une chez *Heptapleurum venulosum* (fig. 134), *Oreopanax capitatum* (fig. 135).

Les permoderme chez l'*Hedera Helix* mérite une mention spéciale (fig. 137). A la surface de l'albumen, on trouve une couche membraniforme et l'épiderme externe du tégument ; ce sont là les seuls vestiges de l'unique enveloppe ovulaire. Dans la région correspondant au raphé, l'albumen présente une légère dépression longitudinale dans laquelle logent le faisceau raphéal et quelques cellules voisines restées intactes. Cette mince pellicule suit tous les mouvements de l'albumen, de sorte que, par suite de l'état ruminé de ce dernier, tous les culs-de-sac offrent deux lames correspondant au reste du tégument qui s'est réfléchi intérieurement sur le sac embryonnaire. L'endocarpe suit le contour général de la graine ; il forme, comme dans les autres graines d'Araliacées, trois couches dont les éléments sont peu épaissis et à direction semblable à celle déjà donnée ; elles sont toutes simples, seule celle qui correspond à la quatrième peut comprendre deux et même trois rangées de fibres longitudinales. Cet endocarpe ne forme pas une enveloppe protectrice aussi efficace que celui de la graine des *Aralia*. Cela s'explique par l'époque à laquelle les Lierres fructifient; ceux-ci n'arrivent, en effet, à complète maturité qu'à la fin de l'hiver. Le même fait s'observe chez le *Fatsia japonica*. Aussi chez ces plantes, lorsque la baie est mûre et un peu séchée, en désagrégeant l'ovaire, on met à nu les graines, car il n'y a pas ici un noyau comparable à celui qui protège la graine des *Aralia*.

Il est à remarquer encore que dans le groupe des *Hedereæ*, l'épiderme du tégument ovulaire est formé dans la graine de cellules cubiques très grandes (*Hedera Helix*, *Oreopanax capitatum*); chez les *Aralia*, au contraire, ses cellules sont aplaties.

FORMATION DE L'ALBUMEN

M. Navachine et M. Guignard ont démontré que l'albumen était le résultat du développement du noyau secondaire après fécondation par l'un des tortillons provenant de la division du noyau générateur du tube pollinique. Chez l'*Hedera* l'*Helix* et l'*Aralia racemosa*, la fécondation se fait très rapidement lorsque le tube pollinique a pénétré par le micropyle jusqu'au sac embryonnaire. Malgré le grand nombre d'échantillons coupés, nous n'avons pu recueillir cette observation.

Le noyau secondaire fécondé donne par division deux autres noyaux, qui se divisent à leur tour. Nous avons observé un stade présentant huit noyaux en cinèse ; ils étaient disposés assez irrégulièrement dans le sac. Lorsqu'ils sont au nombre de soixante-quatre, ils sont situés contre la paroi du sac, dans une couche de protoplasme limitant une grande vacuole centrale. Ces noyaux sont assez gros et ellipsoïdes ; leur nucléine est répartie en un gros nucléole et en d'autres petits souvent allongés, figurant même de courts bâtonnets ; il n'y a pas de filament nucléinien continu au stade de repos. Il est vrai que l'activité mitosique est grande et que les stades de repos sont très courts. En raison même de cette activité, une deuxième couche de noyaux se forme et elle est déjà amorcée quand le sac contient cent vingt-huit noyaux. Cette disposition des noyaux dans les premiers stades de formation de l'albumen montre que la nutrition du sac se fait par voie de surface et presque également en tous ses points.

Les substances osmotiques arrivent par la colonnette que forme la base du nucelle dans le liquide compris entre le sac et la lame cutinisée de l'assise épithéliale. Le nombre des noyaux étant toujours une puissance de deux, jusqu'au stade qui en compte deux cent cinquante-six, tout fait sup-

poser que les divisions cinétiques se font en même temps. A partir de ce stade ou du suivant correspondant à cinq cent douze, chaque noyau albuminifère constitue une véritable énergide indépendante. Dès lors il n'y a plus une loi commune de division régissant tout le système de l'albumen.

Les partitions se continuant, le sac se remplit de noyaux, entourés de masses protoplasmiques reliées les unes aux autres par des trabécules limitant des vacuoles. L'on voit alors les noyaux de surface provenant de nouvelles divisions former des individualités cellulaires par apparition d'une cloison très mince qui ne tarde pas à déceler de la cellulose par le chloroiodure de zinc. Ce genre de formation gagne le centre, et tout le sac est composé de cellules à noyau assez volumineux, avec un gros nucléole et un protoplasme dense vacuolisé. Avant que tout le sac soit composé d'un tissu massif, l'assise superficielle de l'albumen se différencie en couche sécrétrice ; ses cellules sont columnaires et peu vacuolisées, leur noyau et leur protoplasme se colorent fortement. En même temps, l'assise épithéliale se modifie : comme tous les éléments qui ont eu une grande activité, ses cellules entrent en voie de régression. Leurs parois qui, par leur épaisseur et leur cutinisation, faisaient résistance au sac embryonnaire vont se réduire à une lame mince, grâce à l'action digestive de l'assise superficielle de l'albumen. Cet albumen va s'accroître en refoulant la zone interne du tégument qui est maintenant toute gélifiée. Les parois de l'assise épithéliale sont beaucoup plus épaisses et plus résistantes chez l'*Hedera Helix* que dans les *Aralia* (fig. 61 et 62, Pl. VIII) ; tandis que, chez ces derniers, la gélification des cellules épithéliales se fait d'une façon uniforme, par suite du peu d'épaisseur de leurs membranes, elle est inégale dans l'ovule de l'*Hedera Helix* ; aussi, dès que cèdent quelques points de l'enveloppe qui limite le sac, celui-ci s'étend immédiatement, forme hernie et l'ovule présente des plissements plus ou moins profonds. Il s'ensuit que la rumination est le résultat d'une

structure spéciale de l'épiderme interne du tégument.

Dans les *Hedereæ*, les mêmes mouvements se produisent dans l'ovule et la graine est plus ou moins ruminée. Par contre, dans les *Aralieæ* et les *Panaceæ*, pour la raison donnée tout à l'heure, le sac ne présente aucune fluctuation et l'albumen est lisse. Certaines espèces de *Panax* (*Malaria*) ont un albumen ruminé, dû à une structure analogue à celle trouvée dans l'ovule du Lierre.

Lorsque toute la zone interne du tégument est gélifiée et refoulée, l'assise digestive de l'albumen continue l'action de l'assise épithéliale; elle gélifie une partie de la zone externe et, à la maturité, il ne restera plus que l'épiderme superficiel de l'ovule. Un certain nombre des cristaux d'oxalate de calcium disparaissent même; seuls ceux du tissu parenchymenteux formant le raphé et entourant le faisceau nourricier se retrouvent dans la graine mûre (fig. 62, Pl. VIII).

Durant le développement de l'albumen, nous avons examiné de nombreuses divisions cinétiques et nous avons recueilli quelques observations intéressantes au sujet de ces mitoses. La cellule en voie de division présente quelques grandes vacuoles, comme celles qui sont au repos; la figure chromatique est large et se trouve placée dans une partie du protoplasme qui absorbe davantage les colorants.

Un peu avant la division, le noyau est plus volumineux et sa nucléine, qui se trouvait répartie en un gros nucléole et de nombreux petits, forme maintenant cinq ou six gros nucléoles. Ceux-ci se résolvent bientôt en un certain nombre de filaments ou bâtonnets, qui sont les chromosomes. Au stade de la plaque équatoriale, nous avons cherché vainement les sphères directrices aux extrémités du faisceau.

Dans les figures les plus nettes et les plus lisibles, on ne trouve aucune granulation rappelant le centrosome; cependant les objets avaient été fixés au sublimé et les prépa-

rations colorées par la laque de fer Heidenhain et l'hématoxyline.

La partie protoplasmique qui se trouve au sommet ne présente même pas de cercle clair permettant de conclure à la présence de la sphère. Les filaments achromatiques du faisceau viennent aboutir aux extrémités sur une masse protoplasmique qui n'est différenciée, ni par la couleur, ni par des granulations spéciales. Les chromosomes sont courts et nombreux et il est difficile de pouvoir les compter sur les figures de profil. Au stade tonnelet, quand les deux noyaux s'individualisent au sommet du fuseau par une membrane plasmique mince, les chromosomes se résolvent en cinq à sept nucléoles assez gros. Ceux-ci se fragmentent ensuite à l'exception d'un seul ou de deux, et les noyaux ont acquis la structure correspondant au stade de repos.

Comme le fuseau cinétique n'est pas toujours placé exactement au centre de la cellule, il arrive souvent que la plaque équatoriale ne divise pas l'élément en deux parties d'égal volume.

A la suite de l'extension du sac, les cellules polyédriques de l'albumen présentent de grandes vacuoles et un protoplasme moins dense ; aussi leur capacité colorante est-elle amoindrie. Ceci s'explique par la grande activité qu'elles ont dépensée pour former le tissu massif de l'albumen. De nouveaux apports nutritifs vont permettre l'élaboration des réserves.

Le chemin qu'ils parcourent est toujours la voie de surface, car la chalaze aboutit à la base de la bande gélifiée qui entoure complètement le sac. D'ailleurs, la couche superficielle de ce dernier est préposée au travail d'absorption.

Les cellules albuminifères ne tardent pas à devenir plus actives ; dans le protoplasme apparaissent des granulations que l'hématoxyline colore en noir (fig. 57, Pl. VIII).

Le noyau acquiert une capacité colorante plus élevée, les vacuoles sont plus nombreuses et plus petites. Elles proviennent des vacuoles anciennes qui se sont divisées; ce

sont de véritables hydroleucites. Par la fixation, on observe sur leur bord une région membraneuse moins colorable que le reste du protoplasme et qui correspond au *tonoplaste* de M. de Vries.

Ces hydroleucites ont un aspect polyédrique et l'hématoxyline révèle, au milieu ou sur le bord de leur cavité, un petit corps rond ou plus souvent prismatique en le colorant en violet noir. Ces corps sont des matières protéiques, qui cristallisent par suite de l'action des fixatifs déshydratants, tels que le sublimé alcoolique (fig. 58). Dans les stades plus avancés, ils sont plus gros et arrivent à remplir une grande partie du leucite (fig. 60). Quand les objets sont mal fixés, au lieu d'une grosse masse protéique occupant la cavité, on en trouve de deux à huit petites. Les mauvaises fixations sont comparables par leur résultat aux cristallisations agitées qui donnent des purées de cristaux. Le cristalloïde provient donc de la cristallisation de la matière albuminoïde qui se trouvait en suspension dans la partie aqueuse de l'hydroleucite, phénomène résultant de la dessiccation du protoplasme. Le grain d'aleurone n'est autre que cet hydroleucite desséché (1).

Vers la période de maturation de la graine, les cellules de l'assise superficielle de l'albumen présentent des vacuoles, mais on ne voit pas apparaître dans leur intérieur de corps cristallisé. Aussi les grains d'aleurone de cette assise ne renferment-ils pas de cristalloïde. Cette particularité trouve son explication dans ce fait qu'une partie de l'activité des éléments de cette couche a été utilisée pour jouer une fonction sécrétrice; l'autre partie n'a pas été suffisante pour produire une telle abondance de matières albuminoïdes qu'elle pût aboutir à la formation de cristalloïde (fig. 59, Pl. VIII).

(1) Van Tieghem, Hydroleucites et grains d'aleurone (*Journal de botanique*, II, p. 429, 1888).

DÉVELOPPEMENT DE L'EMBRYON

Le développement embryonnaire présente une certaine uniformité chez les Araliacées. Nous prendrons comme exemple celui de l'*Hedera Helix* L.

Pour faciliter l'exposition, on peut distinguer trois périodes dans ce développement. En premier lieu, l'embryon tend à un corps presque globulaire pédiculé, tandis qu'à l'intérieur commencent à se différencier les tissus les plus importants ; dans la seconde période, les cotylédons apparaissent et les différenciations internes s'achèvent ; dans la troisième, l'embryon grandit jusqu'à la maturité.

L'oosphère, après la fécondation, est formée d'une cellule pyriforme dont la pointe est fixée à la paroi du sac embryonnaire en regard du micropyle (1). Sa région inférieure est vacuolisée, de sorte que tout le protoplasme est rejeté dans la région supérieure. On y distingue un gros noyau avec un fort nucléole. Il résulte que cet embryon est nettement polarisé. Même fait a été observé au stade unicellulaire chez l'*Aralia racemosa*, l'*A. cachemirica*, l'*A. cordata* et le *Fatsia japonica*.

La première segmentation qui se produit est transversale ; la cellule supérieure est plus volumineuse que l'inférieure ; celle-ci est quelquefois rétrécie vers sa base et forme pédoncule : d'autres fois, elle est arrondie, mais toujours une vacuole existe à la région d'attache et le protoplasme semble se porter vers le sommet (fig. 63, pl. IX). La seconde segmentation se fait encore transversalement et la cellule cloisonnée est l'inférieure, de sorte que le suspenseur est formé de deux cellules. Ce stade rappelle ceux observés par

(1) Nous donnons à l'embryon l'orientation qu'il aura durant la germination. Cela permettra de mieux suivre le développement dans les périodes avancées.

Hanstein (1), chez l'*Œnothera nocturna*, par Kny (2), chez le *Brassica Napus* et par Riddle (3), chez l'*Alyssum*.

Hanstein appelle la cellule médiane, cellule de clôture ou hypophyse, l'inférieure le suspenseur ou cellule d'attache, et la supérieure la boule du germe. Il attribue à l'hypophyse un rôle très important ; elle complète l'écorce et l'épiderme à la partie inférieure de l'hypocotyle et donne naissance à la coiffe. Nous verrons plus loin les formations provenant du suspenseur.

Les segmentations suivantes vont naître surtout dans la cellule extrême, qui est la cellule embryonnaire principale. Il est à se demander si elles sont régies par une règle définie. La figure 66 est composée de six cellules ; la cellule extrême a donné quatre cellules quadrants et leur disposition montre que le premier cloisonnement a été transversal ; il s'est formé ensuite dans le segment supérieur une cloison verticale et dans le segment inférieur une autre cloison verticale, mais perpendiculaire à la première. Dans la figure 65, la cellule extrême a subi une double segmentation, mais rien n'indique si la verticale est la première ou la seconde en date ; mais la figure 67 nous renseigne davantage ; dans la cellule embryonnaire principale ont apparu deux cloisons verticales perpendiculaires, et seulement dans deux cellules quadrants opposées un cloisonnement horizontal s'est effectué. Ce fait prouve que le cloisonnement horizontal ne correspond pas à la segmentation verticale. Il nous montre, en outre, une double segmentation méridienne avant toute segmentation transversale. La cellule embryonnaire principale compte aussi deux cloisons verticales dans l'exemple des fig. 69 et 70. Ce n'est pas cependant général, car les embryons des figures 68, 71, 72, 74 et 76 (Pl. IX) ont subi une seule segmentation verticale dans leur partie supérieure et ce cas est le plus fréquent.

(1) Hanstein, *loc. cit.*
(2) Kny, *loc. cit.*
(3) Riddle, *loc. cit.*

Des variantes semblables existent chez d'autres espèces. Dans un jeune embryon d'*Aralia racemosa*, la cellule terminale présente une segmentation transversale. Deux segmentations longitudinales perpendiculaires divisent en quatre quadrants la cellule terminale d'un embryon de *Fatsia japonica*. Il n'y a donc pas de règle bien absolue pour les premières divisions de la cellule terminale, dans les espèces que nous avons étudiées; notons, cependant, qu'une cloison longitudinale apparaît généralement la première, parallèlement au plan principal du sac embryonnaire, et qu'une cloison transversale divise ensuite les éléments formés en cellules quadrants.

Ces cellules se multiplient par des cloisonnements longitudinaux ou transversaux, parfois légèrement obliques, jusqu'aux stades où l'embryon compte vingt-cinq à trente cellules. Après l'apparition de la cloison longitudinale primitive et de la première segmentation transversale de la région terminale (fig. 71, Pl. IX), les cellules adjacentes au suspenseur ont subi un cloisonnement parallèle à la cloison longitudinale et les éléments contigus à celle-ci se sont divisés suivant un plan perpendiculaire à la dernière segmentation. Chaque cellule quadrant a donné trois éléments, par cloisonnement perpendiculaire à la surface de séparation des deux régions médiane et terminale pour les inférieures, perpendiculaire à la surface extérieure pour les supérieures (fig. 72, Pl. IX). Le nombre des étages cellulaires est porté à trois par des divisions se faisant parallèlement à la première cloison transversale et intéressant les cellules inférieures (fig. 74, cellule de gauche au second plan; fig. 77, cellule de droite).

Tous ces cloisonnements se produisent de telle façon qu'ils permettent l'élargissement de l'embryon (quatre assises cellulaires) parallèlement au grand diamètre de l'ovule, et son accroissement en longueur (trois étages cellulaires). Son épaisseur est encore réduite à la double assise cellulaire déterminée par la première séparation longitudinale (fig. 71, 72, 74 et 77).

Étudions les changements survenus dans la partie inférieure, c'est-à-dire dans le suspenseur. La cellule supérieure a déjà donné deux cellules dans l'exemple fourni par la figure 68 ; l'une d'entre elles est en mitose, de sorte que cette région du suspenseur est bien près de compter trois cellules et la partie terminale a subi seulement deux segmentations, l'une longitudinale, l'autre transversale. La direction des cloisonnements est oblique par rapport à l'axe et leur disposition est telle que les éléments formés constituent une région de raccord. L'activité de la partie inférieure varie du quart aux deux tiers de celle de la région terminale. C'est ainsi que l'embryon 72 présente douze cellules au sommet et trois à la région moyenne ; l'embryon 74 compte onze cellules dans la partie terminale et huit issues de la cellule supérieure du suspenseur.

La cellule inférieure reste une cellule d'attache et subit quelquefois un cloisonnement sans direction définie, jusqu'au stade où nous avons laissé tout à l'heure le développement.

Suivons le développement de la région terminale dans des embryons comptant plus de vingt-cinq cellules. Les coupes longitudinales faites perpendiculairement au plan principal de l'ovule montrent l'apparition de cloisons parallèles à la surface dans la partie extrême de l'embryon ; par ce fait, des cellules plates cutanées se détachent à la surface de cellules internes plutôt prismatiques et ces cellules plates s'indiquent comme devant former l'épiderme. L'épaisseur de l'embryon se trouve ainsi portée à trois, puis quatre lignées de cellules. Cette segmentation tangentielle ne se produit pas en même temps dans toutes les cellules, mais elle se fait encore assez rapidement ; elle apparaît dans les cellules quadrants inférieures ou une des cellules provenant de celles-ci et gagne bientôt les cellules du sommet. Dans les figures 79 et 80, la première cloison tangentielle est apparue dans la cellule quadrant inférieure qui n'était pas encore divisée transversalement. Dans l'embryon de la figure 81,

elle s'est formée dans le segment de base de la cellule quadrant inférieure droite. La délimitation de l'épiderme est quelquefois faite au sommet de l'embryon que le segment de base de la cellule quadrant inférieure n'a pas subi encore de cloisonnement tangentiel (fig. 83, cellule de gauche). Si l'on néglige toutes ces petites différences dans l'ordre d'apparition de ces cloisonnements, on voit que l'épiderme se différencie de bonne heure dans la région terminale de l'embryon par une segmentation tangentielle. Le processus de formation est le même que celui observé par d'autres auteurs dans des familles différentes.

La séparation des cellules épidermiques se fait très tôt chez le *Capsella Bursa-pastoris* et l'*Œnothera nocturna* ; Hanstein décrit qu'elle se produit avant l'apparition de la seconde cloison longitudinale, c'est-à-dire quand la partie embryonnaire terminale comprend quatre cellules quadrants. Chez le *Brassica Napus*, Kny l'a observée après la formation de la seconde cloison verticale, c'est-à-dire lorsque la cellule embryonnaire principale avait donné huit octants. Les histogènes de l'épiderme embryonnaire du Lierre ne se forment que plus tardivement ; les cellules quadrants se sont déjà multipliées quand toute segmentation tangentielle apparaît ; ce fait est constaté par l'examen des figures 74, 76, 78, représentant des embryons vus de face, c'est-à-dire par le côté le plus large de l'ovule. Les cellules de surface, qui forment ainsi une sorte de manteau au globe embryonnaire, se divisent par des cloisons radiales comme cela se produit dans la multiplication de tout épiderme. Cependant il arrive quelquefois qu'une segmentation tangentielle naît dans une des cellules épidermiques (cellule épidermique supérieure, fig. 86 et 88) ; il ne faut y voir qu'une petite exception à un principe essentiellement fondamental, mais tout s'explique si l'on veut bien tenir compte de l'activité biologique intense qui se traduit dans l'embryon par la rapidité et la multiplicité de toutes ces segmentations.

Lorsque l'embryon compte une soixantaine de cellules

(fig. 82), la région terminale présente la forme d'un dôme légèrement aplati ; on observe dans les coupes longitudinales un épiderme presque totalement différencié et deux lignes de cellules formant le méristème interne. Ce méristème interne ne tarde pas à donner trois lignées de cellules par segmentation longitudinale de l'une d'entre elles. Aussi les coupes de profil nous montrent, assises sur la séparation contiguë au suspenseur, trois cellules dont la destinée est la suivante : la médiane donnera le cylindre central, et les deux latérales, l'écorce ; il y a alors de quatre-vingts à cent éléments dans l'embryon, et le méristème interne a trois à quatre étages cellulaires. Aux stades qui suivront, nous pourrons observer que, dans les étages supérieurs, les divisions vont se faire sans orientation bien définie ; tandis que, dans les étages inférieurs, elles prendront une direction déterminée se faisant tantôt transversalement, tantôt longitudinalement, suivant en cela le contour embryonnaire. La partie extrême n'accusera de différenciation nette que lorsque les cotylédons apparaîtront ; elle donnera naissance aux cotylédons, à la gemmule et à la partie supérieure de l'hypocotyle ; tandis que la région inférieure, se limitant au suspenseur par ses cloisonnements à orientation définie, différenciera tôt le cylindre central et l'écorce et formera la partie inférieure de l'hypocotyle ; elle donnera le sommet du cylindre central de la racine et les parties latérales inférieures de l'écorce ; les parties extrêmes de la coiffe seront formées par les éléments inférieurs de l'épiderme qui lui correspond.

Cette séparation interne en deux régions superposées correspond-elle à la première cloison transversale apparue dans la cellule principale embryonnaire que nous avons observée dans le stade à trois éléments ? Bien que la concordance des cloisons de séparation des cellules avec le plan équatorial primitif ne soit pas toujours facile à établir dans certains exemples (fig. 83 et 86), on peut dire que la correspondance existe. Des stades figurés (84, 85, 87, 88, 89) permettent de suivre ce plan transversal primitif. Il

sera plus difficile de le faire lorsque l'embryon comptera environ douze cents cellules ; il n'y aura guère que la distribution et l'agencement des éléments qui permettront d'établir une séparation interne en deux régions ; la ligne de démarcation restera toujours vague et sera loin de correspondre à un plan réel.

En examinant maintenant la disposition longitudinale du méristème interne, on a peine à retrouver la symétrie organique signalée dans le *Capsella Bursa-pastoris* (1) et le *Brassica Napus* (2). La cellule de base destinée au cylindre central provient, dans la figure 84, de la segmentation longitudinale de la cellule qui était à droite de la cloison méridienne primitive du dôme embryonnaire. Il en est de même dans la figure 86, où pourtant la région principale de l'embryon présente l'ébauche des différenciations ultérieures. Là, en effet, à la simple observation on destine la cellule médiane au cylindre central et les deux cellules latérales à l'écorce. La figure 85 représente une coupe suivant le plan principal de l'ovule : la cellule destinée au cylindre central s'est divisée en deux éléments prismatiques, qui sont situés à gauche de la cloison méridienne primitive. La cellule droite adjacente à celle-ci a subi une segmentation transversale ; c'est la première division caractéristique de l'écorce, comme celle qui intéressait tout à l'heure la cellule médiane est la caractéristique du cylindre central. L'exemple 88 montre une symétrie presque semblable à celle signalée plus haut et l'embryon paraît également développé de chaque côté du plan méridien primitif ; les deux cellules médianes formeront le cylindre central ; dans une cellule supérieure adjacente à celles-ci, on observe déjà une cinèse longitudinale : les cellules latérales ont subi un cloisonnement transversal. Une autre section de l'embryon, faite dans le sens de la plus grande largeur du sac embryonnaire (fig. 87), rappelle une certaine symétrie, si l'on veut bien ramener au cylindre central les

(1) Hanstein, *loc. cit.*
(2) Kny, *loc. cit.*

deux lignées de cellules situées à gauche de la cloison séparatrice méridienne et la lignée située à droite. L'écorce compterait à droite une file de trois cellules, deux segmentations transversales s'étant produites, et à gauche deux files de deux cellules, un cloisonnement transversal ayant eu lieu, immédiatement suivi par un cloisonnement longitudinal dans les éléments formés.

Cette symétrie organique, qui est très simple pour la conception des faits, n'a pas d'autre importance pour les différenciations ultérieures. Il nous suffit de savoir que, aussitôt la différenciation de l'épiderme achevée, à la limite du suspenseur et à la base de la masse embryonnaire on observe dans les coupes de profil une cellule destinée au cylindre central et, de chaque côté, une autre destinée à l'écorce, et dans les coupes de face deux ou trois cellules appartenant au cylindre central et une ou deux de chaque côté appartenant à l'écorce. A un autre point de vue, retenons que la direction de la première segmentation est longitudinale pour le cylindre central et transversale pour l'écorce.

Il faut étudier maintenant la partie inférieure de l'embryon, c'est-à-dire les éléments formés par le suspenseur. Nous avons vu déjà que la cellule supérieure du suspenseur se divisait par des cloisons obliques suivant presque le contour de l'embryon. Son développement tend à compléter vers le bas le massif principal par une partie qui va se rétrécissant de plus en plus pour aboutir à la partie du sac embryonnaire. Si nous parcourons les embryons de cinquante à deux cent cinquante cellules, nous remarquons qu'en se multipliant les cellules supérieures du suspenseur arrivent à former des éléments qui, par leur direction et leur position, marquent leur rôle ultérieur. Dans l'exemple 83, ils forment deux étages de cellules résultant d'une première segmentation transversale, un peu oblique, les autres cloisonnements suivent le contour embryonnaire dans la partie inférieure ; le suspenseur s'est divisé plusieurs fois transversalement

et a donné quatre éléments formant un cordon d'attache assez manifeste. La région provenant de la cellule supérieure n'a pas subi de segmentation transversale au début, chez l'embryon 84 ; elle présente seulement des cloisons obliques, et intérieurement, dans la coupe radiale, on remarque sous le méristème central de la masse principale deux cellules en coin ; la base est constituée par une grosse cellule tronconique. Dans l'embryon 85, cette même région s'est divisée transversalement et, par des cloisonnements ultérieurs, une cellule médiane quadrangulaire est venue se placer sous le méristème interne supérieur ; elle donnera naissance à la partie inférieure de l'écorce, tandis que les deux cellules placées immédiatement au-dessous contribueront à la formation de la colonne de la racine ; trois cellules en file radiale constituent le cordon d'attache. Prenons des embryons un peu plus âgés. Le méristème provenant du suspenseur comprend un assez grand nombre de cellules dans l'exemple 88. Près du massif terminal une cellule externe présente un cloisonnement tangentiel et donne deux éléments, dont l'interne est nécessairement destiné à compléter l'écorce sur la partie droite inférieure du cône radiculaire ; les deux cellules centrales adjacentes à la cloison de séparation formeront l'écorce sous le cylindre central ; les cellules sous-jacentes formeront la colonne du cône radiculaire. La cellule inférieure s'est segmentée transversalement deux fois ; l'élément de base s'est vacuolisé et se trouve fortement gonflé. L'exemple 87, qui est une coupe de face, présente une région inférieure plus élargie. La cellule inférieure n'a subi aucune segmentation ; elle s'est simplement agrandie et ne présente plus grande activité biologique ; son protoplasme enclavant un noyau peu visible ne prend presque plus les matières colorantes et se trouve rejeté vers la périphérie par une très grande vacuole. Au haut du suspenseur, deux cellules médianes compléteront l'écorce sous le cylindre central et les deux latérales le feront en bas sur les côtés ; les éléments du milieu du méristème inférieur

vont donner la colonne. — Les cellules destinées à l'écorce latéralement sous le cône radiculaire proviennent de divisions tangentielles et radiales des éléments périphériques supérieurs du suspenseur. C'est ainsi qu'on l'observe dans l'exemple 86. La cellule superficielle gauche supérieure s'est segmentée tangentiellement en suivant la surface ; la cellule interne formée a donné une cloison radiale. L'élément immédiatement voisin situé plus intérieurement a subi une cloison tangentielle aussi et indique nettement le contour de l'écorce; la cellule médiane donnera le milieu de l'écorce. La cellule droite qui continue l'écorce dans la région inférieure provient aussi d'une segmentation tangentielle d'une cellule périphérique. L'élément inférieur à la cellule médiane donnera une partie du tissu de la colonne. La base comprend quatre éléments alternant et non exactement en file radiale : l'inférieur est plus grand que les autres.

En résumé, le suspenseur donne un tissu de raccord dans lequel on peut arriver à faire quelques distinctions en ce qui concerne les différenciations ultérieures. Les éléments destinés à compléter l'écorce latéralement se détachent des cellules périphériques supérieures par segmentation tangentielle; les cellules médianes vont se diviser de haut en bas ou transversalement et donneront naissance au tissu appelé colonne de l'extrémité inférieure de la racine. La base du suspenseur se développe peu ; elle donne quelquefois une série d'éléments en file radiale ou un cordon de cellules alternes; elle reste même à l'état unicellulaire dans quelques exemples.

Dès lors, tous les éléments vont se multiplier pour accroître les dimensions de l'embryon ; le profil et la face vont être moins distincts que dans les stades à deux cents cellules. L'accroissement va se manifester surtout dans le sens du diamètre passant par le milieu de l'embryon jusqu'au moment où l'on comptera environ quinze cents cellules, puis la multiplication se fera surtout en hauteur; les limites

du cylindre central et de l'écorce seront accusées, bientôt les deux tertres cotylédonnaires apparaîtront et la première période du développement sera achevée.

Étudions quelques stades permettant de nous conduire à la fin de cette période.

Lorsque l'embryon compte près de cinq cents éléments (fig. 89), l'épiderme est nettement différencié à la surface de la région terminale, et sa multiplication se traduit en section par des cloisons perpendiculaires à la surface. Le méristème interne de cette région est formé de cellules résultant de cloisonnements sans orientation bien marquée dans la partie supérieure; dans la partie inférieure latéralement les éléments sont allongés et suivent la surface. Au centre, les cellules sont plus larges et l'embryon est à une période où les cloisonnements transversaux succèdent aux divisions longitudinales. Sur le côté gauche, les cellules sont moins allongées que sur le côté droit.

A la simple observation, la figure montre qu'il n'existe pas encore de séparation nette entre l'écorce et le cylindre central. Dans la partie périphérique du suspenseur les cloisons tangentielles sont accusées; les éléments supérieurs latéraux montrent par leur direction qu'elles veulent former la région corticale du cône radiculaire; les éléments supérieurs médians ont leur direction plutôt axiale, ainsi que les cellules centrales situées plus inférieurement. La base s'est segmentée plusieurs fois dans le sens longitudinal, de sorte que l'embryon est retenu à la paroi du sac par une large surface d'attache présentant trois cellules en section. A ce stade, le corps embryonnaire est presque globuleux et possède un pédoncule élargi et court. Il acquiert vite un diamètre transversal égalant presque la hauteur et, en section longitudinale, il apparaît sous forme d'une raquette à manche très court. On y trouve environ douze à quinze cents éléments. Ces stades sont intéressants, car ils nous font assister à une différenciation fondamentale dans la région inférieure de l'embryon, c'est celle de la coiffe.

Nous insisterons un peu sur cette formation, car elle va nous donner l'explication de la structure du point de végétation de la racine principale observée par Flahault (1) chez le Lierre, et par J. Eriksson (2) chez l'*Aralia Sieboldi.*

On remarque tout d'abord dans ces embryons (fig. 90, 91, Pl. X) que les cellules périphériques supérieures du suspenseur sont disposées de façon à continuer l'épiderme de la région terminale, bien qu'elles soient un peu plus larges que les cellules épidermiques. Arrivée au point de réflexion du contour de l'embryon, l'assise périphérique est dédoublée. De chaque côté de la section, une seule cellule présente cette segmentation tangentielle. La séparation de cette cellule périphérique en deux segments marque la première différenciation du bonnet de la racine. L'élément interne formera la conclusion de l'épiderme dans la partie inférieure de l'embryon, l'élément externe est la première cellule de la coiffe. Cette segmentation tangentielle se prolonge dans les cellules périphériques et atteint même la partie supérieure du suspenseur. Cette limite est atteinte sur le côté droit dans la figure 92 (Pl. X). Déjà le cylindre central se sépare nettement de l'écorce, que la coiffe n'a pas encore franchi la cloison séparant le suspenseur de la masse terminale (fig. 93). C'est avant toute indication de cotylédon que l'épiderme inférieur de la masse terminale se cloisonne tangentiellement (fig. 92, côté gauche) ; dans la figure 93, on compte quatre cellules appartenant à la coiffe sur le côté droit et deux cellules seulement sur le côté gauche. L'exemple 94 est fourni par un embryon où les deux tertres cotylédonnaires se soulèvent pour lui donner une forme en cœur ; un deuxième feuillet se forme à la coiffe sur le côté gauche ; on voit donc que le bonnet de la racine se différencie latéralement et qu'il débute dans les cellules qui sont

(1) Flahault, *Recherches sur l'accroissement terminal de la racine chez les Phanérogames* (Thèse de Paris, 1878).

(2) Eriksson, *Botanische Zeitung*, 1876, p. 643. — *Ueber das Urmeristem der Dicotylenwürzeln* (Jahrbücher für wissensch. Bot., Leipzig, 1877, p. 414).

situées à la base du prolongement organique de l'épiderme. Au centre de la partie inférieure de l'embryon, une petite colonne de cellules va aboutir au sommet du cylindre central; leurs cloisonnements ne sont pas très réguliers, cependant ils se font principalement de haut en bas et transversalement. Jusqu'alors ces cellules sont vaguement quadrangulaires et ne forment pas un tissu à structure nette.

Il reste à étudier, à partir du stade correspondant à la figure 91, le corps principal de l'embryon, pour en avoir terminé avec la première période de développement. Nous avons vu que l'embryon en section longitudinale prenait la forme de raquette et que sa face supérieure se tronquait; dès lors il va s'accroître en hauteur tout en conservant la largeur atteinte, et ces manifestations extérieures seront le résultat de différenciations internes primordiales.

Dans la région axiale de l'embryon (fig. 90 et 91), il existe un certain nombre de files de cellules prismatiques assises sur la limite du suspenseur; ces files se multiplient à la base par cloisonnement longitudinal, comme cela se produit chez le *Capsella Bursa-Pastoris*; mais les lignées cellulaires formées se dédoublent principalement à mi-hauteur de l'embryon, ce qui contribue à augmenter sa largeur. La région axiale compte donc plus de cellules à la partie médiane du corps globuleux qu'à la base près du suspenseur. Hanstein, dans ses exemples, en compte un nombre égal durant les premières formations. Cet accroissement du cylindre central amène la forme particulière que nous observons à l'embryon. Les éléments de l'écorce sont un peu aplatis sous l'épiderme et polyédriques à allure longitudinale vers le centre; ils sont disposés en files courbes, qui se prolongent jusqu'au quart supérieur du méristème interne, et leur nombre ne varie guère de la base à leur extrémité; ce fait s'observera jusqu'à la fin de la première période de développement. La limite entre l'écorce et le cylindre central peut s'établir par l'allure générale des files

cellulaires, mais elle ne se traduit pas dans les préparations par une démarcation nette, comme cela se produit dans les exemples 93, 94 et 95. Dans tous ces exemples, les cellules latérales du suspenseur, placées en deçà de l'épiderme, tendent à diriger leurs cloisonnements parallèlement à la surface pour compléter la courbure de l'écorce et viennent se heurter au tissu formant la colonne du sommet de la racine. Les cellules du quart supérieur de l'embryon se multiplient beaucoup ; aussi dans les exemples 92, 93 et 95 on compte cinq à six étages d'éléments polyédriques, dont les cloisonnements ne se font pas suivant des directions particulières. Ce tissu va s'accroître principalement en deux points latéraux situés sous l'épiderme et pousser deux mamelons donnant à l'embryon une forme en cœur caractéristique (fig. 94) ; ces deux tertres sont l'amorce des cotylédons. La première période embryonnaire est terminée : elle a duré près de quatre mois. Pendant ce temps, les différenciations se sont surtout portées sur la moitié inférieure de l'embryon. A la base, la coiffe est déjà distincte ; elle limite inférieurement le tissu de la colonne qui va du suspenseur au sommet du cylindre central ; l'écorce part de ce tissu et forme une bande courbe de quatre à cinq files cellulaires. Le sommet du cylindre central présente six cellules prismatiques à la base fonctionnant comme les initiales du cylindre central d'un point de végétation de racine principale (1) ; les deux extrêmes sont le départ de deux lignées de cellules qui ne se dédoublent pas et forment le péricambium ou péricycle. En un mot, le suspenseur ne participe pas à la formation du cône inférieur du cylindre central : il contribue à continuer l'écorce sous ce cône en formant le tissu de la colonne ; il donne aussi la plus grande partie de la coiffe ; celle-ci se prolonge en haut par la segmentation tangentielle des premières cellules épidermiques. La base du suspenseur s'est montrée sous des aspects diffé-

(1) G. Bonnier et Leclerc du Sablon, *Cours de Botanique*, t. I, p. 345.

rents, tantôt formée d'un cordon grêle (fig. 92), tantôt élargie et s'attachant par une grande surface au sac (fig. 93).

Avec l'embryon de la figure 94, la deuxième période évolutive commence et la différenciation des tissus apparaît plus distinctement. Dans la région inférieure, le cylindre central se distingue très nettement de l'écorce; le péricycle, différent des autres files internes par son unité, présente des éléments quadrangulaires plus larges que ceux des séries voisines (fig. 99). Le nombre des files cellulaires augmente lorsqu'on s'élève dans le cylindre central et que l'on s'adresse à des stades un peu plus avancés (fig. 99); dans ce dernier exemple, il peut arriver à seize. De même les files cellulaires de l'écorce doublent de la figure 94 à la figure 99. La coiffe présente trois feuillets sur les côtés du cône et s'élève de plus en plus dans l'épiderme; mais un changement important apparaît dans le tissu de la colonne. Déjà nous avons vu, dans les derniers stades de la première période embryonnaire, que les cloisonnements des éléments de ce tissu se produisaient principalement de haut en bas ou transversalement et tendaient à donner des files axiales. Ce phénomène se régularise et devient exclusif: c'est ce que montre la figure 99. De plus, cette dernière figure indique que les segmentations transversales deviennent plus nombreuses et l'on voit apparaître deux foyers de division : un premier immédiatement sous le cylindre central, et un second sur les prolongements de l'épiderme vers l'axe du système. Dans le premier, les cloisonnements portent sur les cellules supérieures; l'écorce est alors complétée sous le cône central par un tissu formé d'éléments aplatis, moins réguliers en s'écartant de celui-ci; mais cette partie ne se réduit vers le centre ni à une ni à deux épaisseurs de cellules, comme cela se produit dans les racines triacorhizes pour former les initiales de l'écorce. Au second, les segmentations se font aussi dans les cellules supérieures, et donnent de nouveaux éléments à la base de l'embryon; le fonctionnement est semblable à celui des initiales de la

coiffe dans une racine triacorhize ; mais il est à remarquer que la correspondance de la limite interne de l'épiderme ne se fait pas complètement au sommet du cône radiculaire. Au centre donc, la coiffe se complète par des assises d'éléments aplatis, sans concordance parfaite avec les feuillets latéraux.

Dans notre description, nous ne parlerons plus de l'épiderme ; ses cellules se multiplient d'une façon régulière et leurs cloisons séparatives tombent perpendiculairement à la surface ; elles n'ont plus aucune relation avec les tissus sous-jacents.

Les cellules de la partie supérieure du méristème interne vont travailler plus activement. Cette masse de tissu grandit (fig. 94 et 98) et tous les éléments participent également à sa transformation ; on n'observe pas d'abord de direction déterminée dans les lignes de division. Mais bientôt un travail plus actif de séparation se manifeste dans les cellules latérales et celles-ci dépassent les cellules médianes, ce qui amène l'élargissement de l'embryon à sa partie supérieure et l'articulation du nœud cotylédonnaire. Une certaine régularisation dans les cloisons fait que l'écorce se prolonge dans le massif du cotylédon. De même les cellules centrales semblent continuer celles du cylindre central jusque assez près de l'épiderme.

Au milieu du tertre que forme le cotylédon, on voit apparaître (fig. 98) des éléments prismatiques étroits qui se dirigent parallèlement à l'axe du mamelon : c'est la première indication procambiale qui se manifeste. Le cotylédon prend désormais la forme d'une lame et sa direction est parallèle à l'axe de l'embryon, sa surface externe étant convexe et sa surface interne presque plane. L'écorce se prolonge dans le cotylédon en réduisant le nombre de ses séries cellulaires et se réfléchit au sommet pour rejoindre le massif cellulaire placé sous le creux gemmulaire qui sépare les deux cotylédons (fig. 102, Pl. XI). Ce massif est formé de deux à trois assises de cellules prismatiques in-

différentes placées sous l'épiderme. Contre le péricambium, vers le milieu de l'hypocotyle, les éléments externes du cylindre central se sont plus allongés que ceux de la région axiale; ces files cellulaires étroites se continuent dans le cotylédon en augmentant de nombre et viennent se heurter contre les séries d'éléments de l'écorce dont la direction est courbe, suivant en cela le contour extérieur de la lame. Au point de vue du système conducteur, le cotylédon a une certaine prépondérance sur l'hypocotyle : elle se continuera d'ailleurs jusqu'à la maturité.

Les bandes cellulaires de l'écorce et du cylindre central se perdent dans les éléments de la partie supérieure; aussi est-il impossible de retrouver la trace de la cloison horizontale primitive. Cependant on peut reconnaître que le cône radiculaire et l'hypocotyle proviennent des deux cellules quadrants inférieures, tandis que les cotylédons et l'épicotyle sont le résultat de la multiplication des cellules supérieures.

Là, se termine la seconde partie de l'évolution; l'embryon est ébauché dans sa configuration extérieure et toutes les différenciations principales sont acquises. Dans la troisième période, nous verrons l'embryon atteindre sa taille définitive, allonger son axe et ses cotylédons ; de plus, le système procambial va s'accuser en même temps que des canaux sécréteurs apparaîtront. Pour terminer cette étude, nous examinerons l'état de développement de la racine principale par l'observation de son point de végétation, et nous décrirons quelques embryons à des stades différents, en pratiquant des coupes transversales à diverses hauteurs.

Le sommet de la racine s'est accru beaucoup en largeur (fig. 101, Pl. XI); un plus grand nombre de cellules descendent dans le cylindre central ; on compte vingt-six files un peu au-dessus du sommet. Les initiales sont de quatre à six, et, par leur dédoublement longitudinal, le cône radiculaire s'élargit vite ; les deux séries extrêmes conservent sur un certain parcours leur intégrité et forment le péricycle ;

leurs cellules sont fort colorées avec noyau volumineux, aplaties dans le sens transversal, et se distinguent par leur taille des voisines. Les éléments adjacents ont une direction longitudinale, sont prismatiques et par leur aptitude aux colorants, indiquent une activité plus grande que celle des éléments situés au centre, dont la taille est plus large et l'aspect quadrangulaire; ceux-ci forment la moelle.

L'écorce s'est aussi accrue dans le sens transversal; elle compte dix files cellulaires dans sa plus grande largeur et se réduit en contournant l'extrémité du cylindre central; on y trouve encore sept rangées de cellules près du plan médian principal de la section; mais elles sont plus aplaties et de moins grande taille; tout à fait au milieu, elles sont placées presque en files longitudinales et la multiplication s'établit surtout dans les éléments placés sous les initiales du cylindre central. Le bonnet de la racine se prolonge assez haut dans l'épiderme et présente, à la fin du développement, jusqu'à cinq feuillets sur les côtés. La limite interne de l'épiderme se poursuit vers le milieu de la colonne et détermine un foyer de segmentation tangentielle, ce qui correspondrait à la région des initiales de la coiffe dans les racines triacorhizes. Dans la région centrale le tissu de la colonne comprend sept assises d'éléments pour la partie en correspondance avec l'écorce et sept autres assises pour celle qui fait suite à la coiffe. En réalité, à la maturité, la pointe de la racine est divisée en trois zones et l'on peut dire qu'elle est triacorhize, puisque les feuillets de la coiffe sont en continuité. Seulement l'écorce ne se rétrécit pas au sommet comme chez les *Vinca*, *Cephalaria*, *Globularia* (1), où elle se réduit à une, deux ou trois épaisseurs cellulaires. Au-dessus de la naissance de la coiffe, les cellules épidermiques sont aplaties et volumineuses; c'est en ce point qu'elles atteignent la taille la plus grande, leur

(1) Flahault, *loc. cit.*

coloration est forte; elles ont un noyau volumineux toujours médian et sont très actives.

Pour nous rendre compte des changements survenus dans le corps même de l'embryon, nous aurons recours aux sections transversales d'échantillons appartenant à des stades différents.

Embryon sans canaux sécréteurs. — 1° *Section transversale au quart de l'axe hypocotylé.* — La section a une forme ovale et mesure $0^{mm}.400$ comme plus grand diamètre et $0^{mm},355$ comme plus petit diamètre. On y distingue trois parties : l'épiderme, l'écorce et le cylindre central.

L'épiderme comprend des cellules allongées radialement, à noyau situé toujours vers le milieu.

L'écorce compte huit assises, dont les éléments proviennent de segmentation tangentielle et radiale; dans l'assise sous-jacente à l'épiderme, les cellules ont une section polygonale, allongée un peu radialement. Comme celles de l'épiderme, elles sont plus colorées que leurs voisines se rapprochant du centre.

Le cylindre central débute par une assise de cellules assez grandes, hexagonales ou pentagonales, fortement colorées, à gros noyau et protoplasme très granuleux : c'est le péricycle. Il se dédouble en face des deux masses procambiales situées presque symétriquement sur le bord de la couronne interne que forme l'assise péricyclique. Chacune d'elles est composée de sept à huit cellules. Quatre éléments pentagonaux ou quadrangulaires sont disposés radialement et contigus au péricycle; l'un d'eux (fig. 103, Pl. XI) s'est divisé tangentiellement et a donné deux petits éléments quadrangulaires; celui qui est adjacent à la cellule péricyclique dédoublée est excentrique, mais il formera cependant l'élément nodal du massif. Cette cellule et sa sœur se différencieront les premières comme éléments du protophloème; leur contenu est fortement coloré et leur noyau très allongé. Les éléments placés sur la seconde rangée en partant

de l'assise sécrétrice et appartenant au groupe se divisent aussi tangentiellement.

Les cellules de la région centrale sont très grandes et moins actives. Dans l'intervalle des massifs et près du bord externe, les éléments sont plus petits que ceux du milieu de la section.

2° *Section moyenne de l'axe hypocotylé.* — Elle a une forme ovale, un peu plus grande que la première, et ses dimensions sont les suivantes : 0^{mm},415 et 0^{mm},368.

L'épiderme a ses cellules fort colorées, pentagonales, allongées radialement, à noyau situé vers le milieu.

L'écorce comprend neuf assises à éléments polygonaux ; un grand nombre des cellules de l'assise interne se sont segmentées tangentiellement ; celles qui sont adjacentes à l'épiderme sont plus petites, plutôt allongées radialement et plus colorées que les autres.

L'assise péricyclique est formée de grands éléments à gros noyau et protoplasme granuleux. Dans l'intérieur et contre cette assise, on trouve trois massifs procambiaux. Le moins différencié présente dix éléments presque tous quadrangulaires (fig. 104, Pl. XI). Six éléments sont adjacents au péricycle et quatre leur sont superposés. La cellule péricyclique médiane n'est pas dédoublée et l'élément quadrangulaire placé en regard est le premier qui se distingue comme cellule du protophloème. Il est le résultat d'une segmentation radiale d'un élément qui s'était d'abord divisé tangentiellement. Le second massif situé à droite compte douze éléments qui se signalent des voisins par leur coloration plus forte. L'élément quadrangulaire opposé à la cellule péricyclique médiane provient d'une segmentation semblable; mais celle-ci s'est divisée tangentiellement (fig. 105). Le troisième massif présente le même aspect (fig. 106).

Dans la région centrale, les éléments sont polygonaux, mais plus petits en se rapprochant de l'écorce.

3° *Section transversale de l'axe hypocotylé à la naissance*

des cotylédons. — La section s'est élargie dans le sens du plus petit diamètre et l'on voit que la séparation va se faire suivant le plus grand diamètre de l'axe hypocotylé. L'ensemble est quadrangulaire et mesure $0^{mm},474$ dans le sens droit-gauche et $0^{mm},415$ dans le sens antéro-postérieur.

L'épiderme a ses cellules moins allongées radialement que celles des sections inférieures; leur noyau est toujours central.

Le péricycle est interrompu dans le sens antéro-postérieur, de sorte que l'écorce communique avec le tissu sous-gemmulaire. Les cellules allant du massif procambial à l'épiderme sont polygonales ; elles proviennent principalement de cloisonnements tangentiels ou radiaux, les premiers plus abondants sur le côté interne; les cellules sous-jacentes à l'épiderme sont plus petites et plus colorées. Dans le tissu sous-gemmulaire, elles sont de même taille que dans le tissu externe.

Chaque massif procambial est formé de sept à huit éléments assez petits quadrangulaires ou pentagonaux disposés par deux et en file suivant un arc dont le centre serait extérieur (fig. 107). Il est réuni à son collatéral par une bande de grandes cellules à gros noyau et colorées, de sorte que la section offre deux arcs plus colorés que les autres parties de la coupe.

4° *Section transversale moyenne du cotylédon.* — Le cotylédon est plan convexe et mesure $0^{mm},617$ de long sur $0^{mm},201$ de large. L'épiderme est formé d'éléments quadrangulaires ou pentagonaux, allongés suivant le plan de symétrie du cotylédon sur la face externe; leur coloration est plus intense que ceux de la face interne: ceux-ci sont élargis dans le sens tangentiel.

Les deux cordons procambiaux de la région médiane du cotylédon sont séparés par cinq à six cellules polygonales. Chaque groupe comprend une quinzaine d'éléments petits, pentagonaux ou quadrangulaires (fig. 108); ils sont disposés en trois assises formant un arc à centre externe et

situés presque en file radiale. Les deux massifs donnent latéralement le long de leur parcours cotylédonnaire chacun trois cordons, qui forment l'ébauche de la nervation. Ces faisceaux latéraux comptent au plus quatre ou cinq éléments allongés et circulent au milieu du cotylédon.

Le tissu compris entre l'épiderme externe et le faisceau est formé d'éléments polygonaux assez grands, semblables à ceux du tissu compris entre le faisceau et l'épiderme interne; mais le premier est un peu plus large que le second.

5° *Section transversale du cotylédon dans sa région supérieure.* — Le cotylédon est aplati et mesure $0^{mm},617$ de large sur $0^{mm},130$ d'épaisseur.

L'épiderme est formé de cellules quadrangulaires ou pentagonales plutôt allongées; il est également coloré sur les deux faces.

Le tissu compris entre les deux feuillets est homogène; ses cellules sont polygonales, d'assez grandes dimensions, et sont distribuées en huit à dix assises. Au centre, les deux faisceaux cotylédonnaires médians se sont rapprochés, mais les cellules les plus actives à protoplasme plus coloré sont encore externes. Deux nervures latérales sont placées de chaque côté, à égale distance du groupe central.

En résumé, il existe dans chaque cotylédon deux faisceaux procambiaux rapprochés vers le haut et distincts vers la moitié inférieure; chacun d'eux donne latéralement trois nervures qui courent obliquement dans le milieu du limbe. Les quatre faisceaux cotylédonnaires descendent deux à deux dans l'axe hypocotylé par deux arcs qui se réunissent sous la gemmule pour former le cylindre central. Dans ce dernier on trouve trois cordons; l'un d'entre eux se termine avant d'arriver au milieu de l'axe, un autre finit un peu au-dessous, de sorte que vers la région inférieure il ne reste plus que deux faisceaux. Au cinquième inférieur de l'hypocotyle, il n'y a plus trace d'éléments conducteurs. Les cellules des faisceaux procambiaux sont en général

disposées en file radiale et proviennent le plus souvent de cloisonnements tangentiels ou radiaux. Dans l'axe hypocotylé, l'élément qui se différencie le plus nettement comme appartenant au protophloème est quadrangulaire et adjacent à la cellule péricyclique médiane. Cette dernière se divise tangentiellement et limite le massif du côté externe.

Dans un autre embryon également sans canaux sécréteurs, les quatre massifs procambiaux descendent à une égale profondeur dans l'axe hypocotylé.

Embryon avec canaux sécréteurs dans l'axe hypocotylé. — 1. *Section transversale de l'embryon au niveau de la coiffe.* — La section est ovale; les diamètres mesurent $0^{mm},451$ et $0^{mm},474$.

L'épiderme est formé de cellules pentagonales ou quadrangulaires allongées radialement; elles sont fort colorées par l'hématoxyline, cependant la coloration diminue dans les cellules qui se dédoublent par cloisonnements tangentiels pour donner la coiffe.

Dans la région centrale, on distingue une assise formée de grosses cellules à noyau volumineux et protoplasme coloré: c'est le péricycle, ou assise sécrétrice limitant le cylindre central. Dans l'écorce, on compte huit assises cellulaires; les cellules sont polyédriques, isodiamétrales; elles sont un peu aplaties vers le centre; on en rencontre plusieurs en file radiale, ce qui indique qu'elles proviennent de cloisonnements tangentiels récents.

Le péricycle a ses cellules très grandes, presque isodiamétrales, mesurant $0^{mm},094$ de largeur; les cloisons qui les séparent de leurs voisines sont radiales; les cellules situées en face des groupes de protophloème sont plus petites et pour trois d'entre eux le péricycle s'est divisé tangentiellement.

Au centre, le tissu comprend des cellules assez grandes, identiques aux éléments de l'écorce. Vers le péricycle, elles sont plus petites, de taille moitié moindre et proviennent de segmentation tangentielle et radiale, les cloisonnements tangentiels étant plus nombreux que les autres.

Il y a quatre cordons procambiaux avec six à huit éléments. L'un des groupes (en haut et à droite) comprend sept cellules (fig. 110). Composé primitivement de trois éléments, la cellule médiane s'est cloisonnée tangentiellement ainsi que l'externe droite et l'externe gauche, et le segment inférieur de cette dernière s'est divisé radialement. Le groupe gauche supérieur compte cinq cellules (fig. 111). Il y en avait trois d'abord; puis la médiane et une latérale se sont segmentées tangentiellement pour porter leur nombre à cinq. La cellule péricyclique médiane s'est dédoublée.

Le groupe droit inférieur est de quatre cellules (fig. 109). Son mode de formation est le suivant : deux cellules étaient opposées à la médiane péricyclique, l'une d'elles s'est divisée tangentiellement et le segment inférieur a donné deux autres éléments par une cloison radiale.

Le groupe gauche inférieur a sept cellules; trois éléments s'étaient divisés tangentiellement pour en donner six, une externe s'est cloisonnée radialement pour porter le nombre à sept. La cellule péricyclique médiane s'est dédoublée tangentiellement.

Il résulte de la lecture de ces quatre massifs que les cloisonnements se produisent de façon à donner un élément quadrangulaire opposé à la cellule péricyclique qui se divise la première.

2. *Section transversale de l'axe hypocotylé dès l'apparition des canaux secréteurs.* — La section présente les mêmes dimensions que la précédente.

L'épiderme est formé d'éléments pentagonaux ou quadrangulaires, un peu allongés radialement. Leur noyau est presque toujours médian et leur protoplasme très coloré.

Les cellules de l'écorce sont isodiamétrales ; elles forment neuf assises; vers l'intérieur elles sont aplaties et plus petites; les cloisonnements tangentiels sont plus nombreux que les radiaux. L'assise sous-jacente à l'épiderme se multiplie souvent par segmentation radiale; elle est aussi colorée que celle qui lui est plus externe.

Le péricycle présente, en deux régions distinctes opposées, deux canaux sécréteurs et cela suivant le plus grand diamètre (fig. 117, Pl. XI). Ils correspondent à la partie médiane des cotylédons. Deux régions perpendiculaires aux premières comptent dans cette assise cinq à six grosses cellules disposées radialement, pentagonales ou hexagonales, presque aussi larges que longues; leur noyau est volumineux à très gros nucléole et leur protoplasme est très coloré; aucune de ces cellules ne s'est encore désignée comme devant contribuer à la formation de canal sécréteur. Cette assise se dédouble en quatre points qui correspondent aux bissectrices des angles formés par les deux diamètres de la section. Là, sont adossés les cordons procambiaux. Les cellules de la région centrale sont polyédriques et isodiamétrales, très peu colorées; les plus externes sont plus petites; celles qui sont opposées aux cellules sécrétrices du péricycle sont plus grandes que celles du protophloème et bien moins actives; c'est dans celles-là que le protoxylème se différenciera; elles aussi se multiplient par divisions tangentielles et radiales.

A ce niveau, l'on voit que les cellules péricycliques contribuent à la formation du protophloème. En observant le massif gauche supérieur (fig. 117, *m*), la cellule médiane péricyclique s'est dédoublée tangentiellement et l'élément le plus interne a subi une segmentation radiale. Ces deux éléments nouvellement formés sont colorés fortement et indiquent une activité conductrice analogue à leurs voisins internes; d'ailleurs leur taille est la même, leur noyau est étroit et allongé. La segmentation des cellules externes du massif se fait tangentiellement à la circonférence limitante; la région centrale est formée par les cellules qui étaient primitivement adjacentes à l'élément péricyclique médian; leur distinction se fait encore nettement et il est assez facile de reconstituer le processus de formation de ces cordons. Le massif considéré tout à l'heure comprenait d'abord une cellule péricyclique médiane *m* et une cellule

adjacente *n*; elles avaient pour voisines *a*, *b*, *r*, *o*, *p*, *q* (fig. 112). Les figures 113, 114, 115 et 116 qui suivent donnent l'ordre des différents cloisonnements et la figure terminale l'aspect définitif du cordon dans la section.

Étudions la formation du canal sécréteur quadrangulaire médian. Deux cellules médianes péricycliques acquièrent une très grande taille, prennent une coloration très forte et possèdent un gros noyau. Une segmentation tangentielle forme un groupe de quatre cellules rassemblées presque en croix; leur membrane au centre du groupe se gélifie par l'intérieur, bientôt il y a décollement de la lamelle moyenne. Il est à remarquer que les cellules péricycliques voisines se cloisonnent obliquement.

Nous avons dit que cette section ne présentait que deux canaux sécréteurs quadrangulaires opposés. Cependant douze coupes après celle-ci on trouve un canal triangulaire différencié de chaque côté du canal quadrangulaire inférieur et un seulement à gauche du supérieur; chaque canal est à son début: il est formé par un petit décollement de la lamelle moyenne au sommet. A la dix-septième coupe antérieurement il y a dans le péricycle un canal triangulaire à gauche et deux quadrangulaires à droite du médian; postérieurement il y a un canal triangulaire à droite du quadrangulaire médian. Suivant le petit diamètre la onzième coupe présente de chaque côté l'apparition de deux autres canaux sécréteurs quadrangulaires médians; la lumière de chaque canal est réduite à un petit méat quadrangulaire provenant du décollement de la lamelle moyenne; ils sont loin d'atteindre la différenciation des deux autres qui sont en direction perpendiculaire. Les cellules péricycliques voisines de ces deux canaux latéraux subissent déjà une segmentation oblique et se destinent à appartenir aux canaux triangulaires qui accompagneront les derniers. Ces canaux secréteurs droit et gauche disparaissent dès la trente-troisième coupe et c'est la suivante que nous allons décrire.

3. *Section transversale de l'axe hypocotylé au niveau de l'interruption de l'assise péricyclique.* La section est ovale; le plus grand diamètre est de 0^{mm},510 et le plus petit de 0^{mm},451.

L'épiderme est formé de cellules pentagonales aussi longues que larges, à parois latérales radiales; elles sont fort colorées.

De l'épiderme au canal sécréteur on compte huit à neuf assises d'éléments polyédriques assez grands. L'assise péricyclique est interrompue suivant le petit diamètre; les cellules intérieures sont isodiamétrales et leur coloration est moindre que celle des cellules de l'écorce.

Les cordons procambiaux accompagnent deux à deux le canal sécréteur médian quadrangulaire et vont s'en rapprochant. Les cellules qui les composent sont au nombre d'une douzaine; elles sont disposées en file radiale et les plus extérieures adjacentes à la limite externe du péricycle. Ces massifs sont réunis par des cellules péricycliques composant tantôt une assise simple, tantôt une assise double; elles sont fort colorées, à gros noyau et protoplasme dense. Chaque arc ainsi formé, ayant en son milieu un canal sécréteur médian et deux faisceaux de protophloème, va se rendre dans chacun des cotylédons.

Vers l'intérieur, en face du canal sécréteur, il y a quelques cellules plus petites que celles du centre, qui se divisent surtout tangentiellement; elles donneront plus tard les éléments du protoxylème. En avant des massifs de protophloème, de petites cellules forment aussi deux ou trois assises, mais elles sont moins colorées que celles des cordons.

Plus haut, au niveau où les cotylédons prennent naissance, le canal sécréteur médian quadrangulaire disparaît.

4. *Section transversale de la base du cotylédon.* La section est plan convexe; sa longueur est de 0^{mm},534, sa largeur de 0^{mm},237.

L'épiderme est formé de cellules pentagonales sur la face

externe, et de cellules plus larges sur la face interne; les premières sont plus colorées que les secondes.

Le tissu compris entre la masse procambiale et la face externe comprend sept à huit assises cellulaires; celui situé du côté de la face interne compte six assises. Ces éléments sont polyédriques à dimensions presque toutes égales; ceux situés vers l'intérieur sont cependant plus grands que les autres (fig. 120, Pl. XII).

Les deux groupes de protophloème sont placés symétriquement par rapport au plan principal de la section. On y compte dix-huit à vingt éléments, les extérieurs formant un arc dont le centre est situé vers l'axe de l'hypocotyle, les intérieurs disposés en file radiale et provenant d'une segmentation tangentielle. Entre les deux massifs se trouvent des éléments allongés dans le sens de la hauteur et presque de même calibre que ceux du protophloème. Déjà ces massifs ont donné latéralement par une voie médiane des cordons qui circulent dans l'épaisseur du cotylédon ; ils comprennent cinq à six cellules allongées. Au milieu du cotylédon on n'observe plus de canal sécréteur.

5. *Section transversale du cotylédon vers le milieu de sa hauteur*. Le cotylédon a la forme d'une lame un peu convexe ; sa longueur est de $0^{mm},652$ et sa largeur de $0^{mm},189$.

L'épiderme est nettement différencié sur sa face externe par une forte coloration et des éléments pentagonaux un peu allongés avec gros noyau et protoplasme dense; sur sa face interne ils sont plus larges et la coloration est moindre.

Le tissu interne comprend huit assises cellulaires vers la région médiane et six vers les extrémités; ces cellules sont isodiamétrales, quelquefois plus allongées dans le sens de la largeur. Leur segmentation se fait tangentiellement ou perpendiculairement à la surface externe. L'assise sous-jacente à l'épiderme externe est plus colorée que les autres; ses éléments sont aussi plus petits et présentent un allongement semblable à ceux qui sont placés immédiatement audessus (fig. 119, Pl. XI).

Au milieu de la lame on trouve une masse procambiale de forme convexe extérieurement, un peu concave vers l'intérieur et étalée en éventail. Cette masse est le résultat du rapprochement des deux cordons cotylédonnaires. Les cellules les plus actives sont situées latéralement ; elles sont disposées pour la plupart en file radiale et proviennent surtout de cloisonnements tangentiels. Celles situées dans la concavité du massif sont plus petites que celles du tissu cotylédonnaire, mais plus grandes que celles du protophloème. Il y a de chaque côté de cette masse deux autres nervures ; l'une près de l'extrémité compte six éléments quadrangulaires, l'autre plus rapprochée de la ligne médiane est de forme arrondie et compte vingt à vingt-cinq cellules.

Dans le parcours cotylédonnaire les deux cordons du centre donnent latéralement six nervures.

6. *Section transversale du cotylédon dans la région supérieure.* — Le cotylédon a une forme aplatie, mais un peu convexe extérieurement ; il mesure $0^{mm},451$ de long et $0^{mm},130$ de large.

L'épiderme externe est formé de cellules quadrangulaires ou pentagonales un peu allongées ; vers la région médiane en face de la nervure principale elles sont un peu aplaties : leur coloration est assez forte. Sur la face interne elles sont un peu plus larges, mais sont de même forme.

Vers le milieu, le tissu de la lame comprend sept assises cellulaires et quatre seulement aux extrémités. La nervure médiane est formée d'un massif arrondi d'une trentaine d'éléments petits, quadrangulaires ou pentagonaux nettement en file radiale vers le centre et provenant principalement d'une segmentation tangentielle. Les éléments les plus colorés sont situés dans la partie externe et latéralement. Deux nervures secondaires se présentent de chaque côté ; l'extrême comprend six éléments quadrangulaires disposés en deux files de trois ; le plus rapproché de la région médiane est un peu arrondi et compte quinze cellules petites, quadrangulaires et aplaties.

En résumé, dans le haut du cotylédon il y a une masse procambiale arrondie qui s'élargit en descendant, de sorte que, vers le milieu, les deux parties externes deviennent plus importantes et s'individualisent. A la base du cotylédon les deux massifs sont complètement séparés et ont donné durant leur parcours cotylédonnaire six nervures secondaires. Ils s'écartent de plus en plus et entrent dans l'axe hypocotylé. Alors apparaît juste à la naissance des cotylédons un canal sécréteur quadrangulaire entre les deux cordons appartenant au même appendice. Sous la gemmule, le péricycle devient continu et dans le sens du diamètre antéro-postérieur, on observe un canal sécréteur quadrangulaire médian au début de sa formation ; les quatre zones sécrétrices sont donc indiquées dans le péricycle, seulement les deux premières étant accompagnées de canaux triangulaires restent les plus importantes. De la présence de canaux sécréteurs dans l'hypocotyle et de leur absence dans les cotylédons, il résulte qu'au point de vue sécréteur l'axe a la prépondérance sur l'appendice.

Les quatre cordons procambiaux se placent symétriquement et le péricycle participe à leur formation ; les éléments les plus importants du groupe sont toujours ceux qui étaient adossés à la cellule péricyclique dédoublée la première, et la cellule quadrangulaire médiane en reste l'élément nodal. Des segmentations tangentielles se produisent dans la périphérie du massif pour donner une sorte de cercle entourant chaque cordon. Les masses de protophloème vont se réduisant, quant au nombre des éléments composants, et finissent avec les segmentations tangentielles de l'épiderme qui commencent la coiffe.

Embryon adulte. — 1. *Section transversale de l'axe hypocotylé au niveau où l'épiderme est indépendant de la coiffe.* — La section est ovale et mesure $0^{mm},534$ comme plus grand diamètre et $0^{mm},510$ comme plus petit.

L'épiderme est nettement différencié ; ses cellules sont quadrangulaires ou pentagonales, mais très allongées

radialement ; leur longueur est de 20 μ et leur largeur de 7μ,5. Leur multiplication se fait par cloisonnements radiaux. Quelques-unes d'entre elles présentent des cloisons tangentielles, ce qui nous montre que nous sommes près de la coiffe.

L'écorce est limitée intérieurement par les parois externes de l'assise péricyclique ; elle est formée d'une douzaine d'assises cellulaires polyédriques un peu plus larges que hautes : leur membrane est mince et l'on observe un petit méat triangulaire aux sommets de chaque cellule. Le contenu protoplasmique est granuleux et chaque granulation représente un grain d'aleurone.

Ces grains sont petits et nombreux, avec un petit cristalloïde coloré en bleu-violet par l'hématoxyline. Les éléments les plus internes sont aplatis, placés en file radiale de trois assises. Ceci nous montre que dans les assises internes les cloisonnements tangentiels sont plus nombreux.

Le cylindre central est limité extérieurement par le péricycle. Ses cellules sont de grande taille (18 μ × 13 μ). On trouve aux extrémités des deux diamètres du cylindre des canaux sécréteurs ; par le plus grand diamètre il y a deux canaux quadrangulaires ; par le petit, deux quadrangulaires dont l'un est accompagné d'un canal triangulaire.

En parcourant les coupes inférieures on remarque que quatre régions se distinguent dans l'assise péricyclique par la taille et l'activité de leurs cellules : au milieu de chacune de ces régions deux cellules voisines se cloisonnent tangentiellement et généralement par des segments concaves extérieurement, détachant ainsi deux cellules externes plus petites que les deux internes. Un groupe de quatre éléments est ainsi formé, ayant leurs membranes figurant presque une croix ; au point d'union des branches de cette croix, un décollement se produit dans la lamelle moyenne et l'ouverture du canal quadrangulaire est ainsi formée. Pour le canal triangulaire, tantôt la cellule inférieure du canal médian y participe, tantôt elle ne le fait pas. Dans le premier cas, c'est

la cellule voisine qui se segmente obliquement et le processus de décollement se produit au sommet commun des angles appartenant aux deux cellules précédentes et à la cellule inférieure du canal médian. Dans le second cas, c'est la seconde cellule située au-dessus du canal quadrangulaire qui, par une cloison oblique, détache deux éléments, et le troisième du canal triangulaire est la cellule contiguë au canal médian.

A ce niveau, on voit que les quatre canaux médians seront bientôt accompagnés de canaux triangulaires car les cellules voisines ont subi une segmentation oblique.

Deux plans perpendiculaires passant par les bissectrices des angles formés par les deux plans principaux de la section, coupent le péricycle en quatre points contre lesquels se trouvent les cordons de protophloème. Trois ou quatre cellules du péricycle limitent extérieurement chaque massif; elles se dédoublent presque toujours tangentiellement et les segments internes se différencient comme cellules du protophloème. Les cellules procambiales contiguës à ces trois cellules péricycliques se multiplient ; les latérales donnent principalement des cloisons radiales, les médianes donnant surtout des cloisons tangentielles. L'ensemble forme un demi-cercle faisant hernie vers l'intérieur de l'axe. Chaque cordon comprend trente-cinq à quarante éléments. Ceux qui sont les plus actifs sont dans la région médiane et comprennent les éléments provenant de la segmentation du péricycle et ceux qui étaient contigus à ce dernier.

En face des canaux sécréteurs, se trouvent aussi des éléments de petite taille; ils renferment aussi des grains d'aleurone. Les cellules du centre de l'axe sont polyédriques, mais leurs membranes ne présentent pas de méats comme celles de l'écorce. Leur noyau est assez gros, mais leur coloration n'est pas aussi intense que celle des autres éléments.

2. *Section transversale de l'axe hypocotylé dans sa région*

moyenne. — La section est ovale et mesure 0mm,451 comme petit diamètre et 0mm,569 comme grand diamètre (fig. 121, Pl. XII).

L'épiderme est formé de cellules pentagonales allongées radialement; leur noyau est toujours médian et leur protoplasme retient fortement les matières colorantes.

On compte une dizaine d'assises cellulaires dans l'écorce; ces cellules sont de grande taille, polyédriques, isodiamétrales dans la région moyenne, un peu aplaties près du centre et plus petites sous l'épiderme. Elles contiennent des grains d'aleurone.

Le péricycle présente encore ses quatre arcs sécréteurs. Les arcs correspondant aux cotylédons ont toujours un canal quadrangulaire médian et des canaux triangulaires, quelquefois quadrangulaires, à raison de un ou deux de chaque côté. Dans les deux autres arcs, il y a encore un canal quadrangulaire médian, mais on peut trouver parfois plusieurs canaux quadrangulaires accompagnant le médian. En face des cordons procambiaux, les cellules du péricycle ont donné par divisions tangentielles et radiales, de nouveaux éléments de protophloème; chaque cordon est presque arrondi et ses cellules sont petites, au nombre d'une trentaine; celles qui, dans les stades précédents, se trouvaient contre le péricycle forment maintenant le centre du groupement, car elles ont été rejetées vers l'intérieur par celles provenant de la segmentation des cellules péricycliques. Celles de la périphérie du groupe se sont cloisonnées tangentiellement à la limite même interne. En face des canaux sécréteurs, les cellules du cylindre central sont polygonales, petites, mais plus grandes cependant que celles du protophloème; les médianes donneront plus tard le protoxylème. La région centrale comprend des éléments polygonaux de même forme et de mêmes dimensions que ceux de la partie moyenne de l'écorce; leur coloration est moindre cependant.

3. *Section transversale de l'axe hypocotylé sous la gemmule.*

— Elle est ovale et mesure comme diamètres 0mm,474 et 0mm,546. L'épiderme a ses cellules pentagonales ou quadrangulaires presque aussi longues que larges (fig. 125, Pl. XII).

Le péricycle tend à s'interrompre dans le sens du plus grand diamètre, de sorte qu'il est réduit à deux arcs. De l'épiderme au canal médian de chaque arc on compte huit assises cellulaires ; ces éléments sont polygonaux, un peu élargis, les plus externes sont plus petits et plus colorés; tous contiennent comme réserve des grains d'aleurone.

Les cellules péricycliques sont plutôt aplaties, elles présentent un canal sécréteur quadrangulaire médian, puis de chaque côté les deux cordons de protophloème ; contigu à ceux-ci et extérieurement un canal sécréteur ordinairement pentagonal termine l'arc. Ce canal arrive à être situé presque derrière le massif procambial. Les éléments qui unissent les deux arcs sont aplatis et se distribuent de façon à se diriger par moitié vers chaque arc. Dans le plan médian cotylédonnaire l'arc sécréteur perd ses canaux triangulaires en arrivant sous la gemmule ; dans le plan perpendiculaire au premier l'arc sécréteur s'élargit et compte parfois six canaux ; ceux-ci se réduisent à deux, puis à un seul qui se rend à gauche dans l'arc supérieur et à droite dans l'arc inférieur ; mais quand les deux arcs ont disparu, deux canaux sécréteurs symétriques aux derniers apparaissent, l'un droit supérieur, l'autre gauche inférieur. C'est alors que nous avons l'aspect décrit plus haut.

Les massifs de protophloème se rapprochent du plan principal cotylédonnaire; ils présentent presque la même structure que dans la coupe précédente. Ses éléments sont un peu aplatis et un certain nombre en file radiale ; on voit qu'ils ont tendance à se rapprocher du plan médian principal.

Au centre les cellules sont polygonales et ressemblent à celles de l'écorce ; elles renferment comme elles des grains d'aleurone, mais elles sont moins colorées.

4. *Section transversale de la base du cotylédon.* — Le cotylédon mesure $0^{mm},510$ de long pour $0^{mm},178$ de large. Il a une forme plus convexe (fig. 122, Pl. XII).

Les cellules de l'épiderme externe sont pentagonales ou quadrangulaires aussi longues que larges ; elles sont fort colorées, tandis que celles de la face interne sont grandes, plus larges que longues et moins colorées.

Au milieu nous trouvons un arc formé d'éléments petits, très colorés, disposés en deux groupes procambiaux derrière lesquels il y a un canal sécréteur ordinairement à cinq ou six cellules sécrétrices, rarement quatre; un canal sécréteur quadrangulaire existe entre les deux massifs et devant quelques éléments polyédriques petits, un peu aplatis disposés en file radiale ; l'un de ceux-ci épaissit sa membrane qui s'imprègne de lignine et une trachée apparaît. Cet élément de protoxylème qui se différencie n'est pas immédiatement en contact avec le canal sécréteur ; il en est séparé par deux à trois assises de cellules.

5. *Section transversale de la région moyenne du cotylédon.* — Le cotylédon mesure $0^{mm},807$ de long et $0^{mm},142$ de large ; c'est une lame un peu aplatie renflée en son milieu.

Sur la face externe l'épiderme présente des cellules pentagonales ou quadrangulaires aussi longues que larges et fort colorées ; celles de la face interne sont larges plutôt aplaties.

Dans la région médiane nous trouvons un arc formé par le rapprochement des deux massifs procambiaux ; leurs éléments sont plutôt disposés en file radiale et souvent en hexagones aplatis. Un canal sécréteur pentagonal est situé entre les deux et un peu extérieurement. Sous ce canal des éléments polyédriques sont en file radiale et forment cinq à six assises avant d'atteindre la première trachée différenciée. Celle-ci a sa membrane plus épaissie que dans celles appartenant aux coupes de la base ; sa lumière est vide; à peine voit-on dans les coupes supérieures un peu de protoplasme sur le bord de la paroi! En avant il y a

trois assises cellulaires et derrière le canal sécréteur quatre assises d'éléments aplatis.

La lame cotylédonnaire ne présente que sept assises. Les changements survenus à ce niveau sont la disparition des deux canaux sécréteurs appartenant aux cordons de protophloème, l'apparition de trachées nettement différenciées. Au lieu d'une seule trachée, il peut y en avoir deux, même trois. Quand elles sont au nombre de deux, elles sont situées l'une derrière l'autre ; lorsqu'elles sont trois, l'une d'elles est tournée vers l'extérieur et les deux autres situées derrière ; il arrive que deux sont dirigées vers l'extérieur et une autre plus grande est placée en arrière.

6. *Section transversale dans la région supérieure du cotylédon.* — Le cotylédon est une lame aplatie mesurant $0^{mm},830$ de long sur $0^{mm},118$ de large (fig. 128 et 129).

L'épiderme externe est formé de cellules quadrangulaires, quelquefois un peu aplaties ; sur la face interne les cellules sont plus grandes et moins colorées.

Les deux cordons de protophloème se sont soudés ; leurs éléments sont petits et en file radiale.

On trouve sur la limite externe du protophloème des cellules dont la paroi est un peu gonflée, au nombre de deux de chaque côté (fig. 126, *tc*). Le canal sécréteur est encore derrière le massif unique et comprend six cellules sécrétrices. De l'épiderme à ce canal il y a deux à trois assises de cellules aplaties ; du côté de la face interne il y en a quatre formées d'éléments plus grands. La lame comprend six à sept cellules d'un feuillet épidermique à l'autre. Le massif procambial présente vers l'intérieur un groupe de trois trachées ordinairement ; elles sont disposées de telle façon que la plus petite soit externe et les deux plus grandes internes ; plus haut elles sont placées sur le même rang de sorte qu'il y en a une médiane et deux latérales.

De chaque côté de la nervure médiane courent plus obliquement deux autres nervures latérales ; celle qui est la plus rapprochée du milieu de la lame compte une soixan-

taine d'éléments très petits provenant surtout de segmentation tangentielle. Quand ces nervures sont coupées obliquement on compte cinq à six lignées de cellules allongées très étroites circulant dans le milieu de l'épaisseur de la lame (fig. 127).

Le long du parcours cotylédonnaire les deux cordons formant la nervure médiane donnent six à sept nervures latérales qui circulent plus longtemps dans la lame que dans les exemples précédents, car le cotylédon s'est beaucoup élargi.

En résumé, l'embryon adulte présente un système conducteur beaucoup plus différencié que ceux des stades précédents. Les cordons de protophloème ont un grand nombre d'éléments provenant de la multiplication des cellules les premières différenciées dans les embryons étudiés plus haut ; tous ces éléments forment le groupement central du faisceau. Vers l'extérieur les cellules péricycliques et les cellules périphériques internes du massif initial contribuent à donner le cordon procambial au stade adulte. Dans les cotylédons certaines cellules du protophloème épaississent légèrement leurs parois et donnent des tubes criblés. A la naissance de la lame cotylédonnaire nous voyons apparaître une cellule médiane qui lignifie sa paroi et se différencie nettement en trachée ; elle est bientôt accompagnée d'une ou deux autres (fig. 123) et dans la masse conductrice médiane supérieure il y a toujours trois trachées (fig. 124, 128, 129). Elles se disposent généralement de façon à ce que la plus petite soit tournée vers l'extérieur : ce qui montre que nous avons affaire ici à un faisceau ligneux de racine. Il résulte donc que le système ligneux de l'axe hypocotylé se différencie dans le cotylédon avant même qu'il ne soit descendu dans cet axe. On ne peut expliquer cette différenciation que par la nécessité pour l'embryon d'établir rapidement son système conducteur dans les parties qui présentent la plus grande surface d'absorption.

L'embryon du Lierre est celui qui atteint la structure la

plus élevée à la maturité. Celui du *Fatsia japonica* atteint la différenciation du premier exemple décrit dans l'*Hedera Helix*. Il mesure 1^{mm},5 et ne présente ni canaux sécréteurs, ni trachées.

Chez les *Aralia racemosa*, *cachemirica*, *mandshuriana*, *spinosa*, l'embryon de la graine mûre est beaucoup plus petit et mesure seulement de 0^{mm},36 à 0^{mm},40. Ce stade correspond à celui du Lierre (fig. 102), comme développement du cotylédon par rapport à l'axe hypocotylé, mais il n'atteint pas encore son volume ni sa différenciation. Le cotylédon, dans le milieu de sa hauteur, présente au centre quelques éléments procambiaux indiquant le cordon conducteur. L'axe hypocotylé a le péricycle différencié par la taille de ses cellules, son cylindre central est composé d'éléments de même aspect. Dans la région inférieure la coiffe est marquée par quelques cloisonnements tangentiels des cellules supérieures et latérales du suspenseur. Les quatre ou cinq cellules de la base du cylindre central reposent sur une colonne de cellules prismatiques ou polyédriques formant le système des initiales communes du sommet de l'écorce et de la coiffe. Chez les autres espèces la différenciation de l'embryon varie entre ces trois types de structure.

En étudiant ces embryons au repos nous avons remarqué que très souvent les cotylédons n'étaient pas également développés, l'un étant plus long que l'autre ; de plus ils sont généralement écartés et divergents quand l'embryon est peu différencié (*Aralia racemosa*, etc.), ils sont rapprochés et parallèles dans le *Fatsia japonica* et le Lierre. Dans le Lierre, et assez souvent aussi chez le *Fatsia japonica*, le cône radiculaire est libre et détaché du sac embryonnaire, les cellules inférieures du suspenseur ayant été gélifiées. Au contraire, chez les *Aralia*, presque toujours l'embryon tient à la paroi du sac par son suspenseur.

Digestion d'une partie de l'albumen. — Au cours du développement de l'embryon et de la formation de l'albumen, celui-ci est accompagné de phénomènes de destruc-

tion dans une partie de son étendue voisine du sommet. L'embryon très tôt présente une grande intensité de coloration. Cette capacité pour les colorants n'est pas due seulement à ce que ses cellules se multiplient très rapidement ; elle est en relation directe avec l'action diastasique que ces cellules manifestent. En effet, au stade où l'embryon du Lierre compte vers deux cents éléments (fig. 145, Pl. XIII), les cellules albuminifères voisines sont gélifiées suivant le processus observé dans le tégument.

La gelée formée offre les mêmes réactions par la teinture de gaïac et par l'iode. Elle entoure presque complètement l'embryon et les éléments détruits servent à sa nutrition en même temps qu'ils permettent son accroissement en volume. Bien avant que le cylindre central soit différencié dans le mamelon méristématique de l'embryon, les cellules du suspenseur se colorent beaucoup moins que les autres et dénotent une activité moindre ; aussi la zone de gélification part seulement, à ce stade, de la région d'insertion du suspenseur avec l'embryon. Ceci montre que la gélification est le résultat d'une activité diastasique se traduisant par une grande capacité colorante des cellules sécrétrices. Cette observation permet de conclure, en outre, que la nutrition de l'embryon se fait par le suspenseur et qu'elle se fait par sa partie supérieure.

Au fur et à mesure que l'embryon s'allonge, la partie de l'albumen qui se gélifie devient plus profonde. Une fois les cotylédons formés, leur épiderme externe se signale déjà comme assise digestive par une coloration plus forte, par la forme prismatique de ses cellules ; la destruction de l'albumen se continue aussi activement. Certaines cellules qui présentaient déjà des matières protéiques cristallisées dans leurs hydroleucites dissolvent ces matières et elles-mêmes subissent le processus de gélification (fig. 146, Pl. XIII). Avant la maturation de la graine, l'embryon se trouve complètement enveloppé par une gelée qui s'étend du suspenseur jusque vers le milieu de l'albumen. A la maturation,

cette gelée s'est desséchée et s'est ratatinée contre les cellules albuminifères non attaquées; aussi l'embryon est logé dans une petite cavité ayant un tiers en plus que son diamètre; le plus souvent, chez le Lierre, le suspenseur est détruit aussi dans sa partie inférieure et l'embryon est libre dans cette cavité.

A la germination, l'arrivée de l'eau regonfle cette partie résiduelle de gélification et l'embryon se trouve à nouveau dans une masse de gelée. Il continue alors le travail de digestion qu'il avait commencé avant sa période de repos.

CONCLUSIONS

Ces conclusions se rapportent à plusieurs ordres de faits : 1° à la formation de l'ovule et du sac embryonnaire ; 2° au développement de l'embryon.

I. — Le mamelon ovulaire, le nucelle et le tégument ont la même histogenèse. Ils proviennent tous de cloisonnements sous-épidermiques.

Les mamelons ovulaires naissent, à raison de deux pour chaque loge, sur les bords du carpelle en s'enfonçant obliquement comme des dents ou des lobes de feuilles. L'ovule ascendant s'insinue dans la partie supérieure de la loge et avorte, faute de place ; il atteint son développement maximum chez le *Fatsia japonica*, avec un bourrelet complet indiquant le tégument sans jamais envelopper le nucelle. L'ovule descendant donnera le sac embryonnaire ; il s'insère tantôt à droite, tantôt à gauche quand l'ovaire compte plus de deux carpelles (*Aralia*, *Hedera*, *Fatsia*, *Meryta*, etc.). Dans les ovaires à deux carpelles (*Panax*, *Delarbrea*, *Acanthopanax*), comme chez les Ombellifères, il y a une demi-cloison stérile et l'autre fertile.

Le nucelle se différencie, avant tout changement extérieur, par trois ou quatre cellules sous-épidermiques. La médiane grandit et forme la cellule privilégiée, qui donnera par segmentation transversale la série axile du nucelle. Les latérales, par cloisonnement longitudinal et tangentiel, formeront les files latérales.

Le tégument se traduit dès le début dans le méristème par un cloisonnement longitudinal, qui intéresse ensuite la cellule épidermique du bord du soulèvement nucellaire.

En règle générale, la cellule privilégiée donne la cellule apicale et la cellule subapicale.

La cellule apicale reste indivise, ou se divise transversalement, ou même longitudinalement.

La cellule subapicale reste indivise et se différencie en cellule mère primordiale, ou elle se divise horizontalement et la dernière formée est la cellule mère primordiale.

La cellule mère primordiale se divise en deux, puis l'inférieure en deux, pour former la série axile de trois cellules sœurs. La dernière donne le sac embryonnaire.

La présence de plusieurs séries axiles de cellules sœurs a apporté une nouvelle force à la théorie de l'homologation de l'ovule au macrosporange. Le développement de la seconde cellule sœur a montré qu'une quelconque de ces cellules pouvait donner le sac embryonnaire.

Nous avons essayé de montrer que les ovules à quatre cellules sœurs se rapprochaient du type primitif.

Les cellules sœurs, dès leur différenciation, deviennent diastasiques et le nucelle est résorbé dans ses parties latérales et supérieures ; les cellules sœurs supérieures au sac subissent le même sort dès que le nucelle est en partie gélifié ; elles forment deux lames en verre de montre formant calotte au sac pendant un certain temps.

Les partitions du sac embryonnaire suivent la loi générale donnée par Strasburger. Dans la tétrade du sommet, les noyaux supérieurs sont dans un plan horizontal, les deux autres noyaux sont dans le plan axial ; la même disposition existe pour l'autre tétrade. Les noyaux polaires se fusionnent avant la fécondation et près du groupe supérieur ; le noyau secondaire a une taille double du noyau de l'oosphère.

L'épiderme interne du tégument se différencie en assise digestive, dont les cellules sont cutinisées à la surface. Les cellules du tégument disparaissent par gélification préalable de leurs parois et résorption de leur contenu cellulaire. L'assise épithéliale disparaît quand une grande partie du tégument est gélifiée.

La couche superficielle de l'albumen se différencie aussi en assise digestive et continue ce que la couche épithéliale avait commencé.

Le spermoderme est composé d'une couche membraniforme, de l'épiderme externe du tégument ovulaire et de l'endocarpe, composé généralement de trois couches d'éléments sclérifiés.

L'albumen est formé de cellules contenant des grains d'aleurone. Ceux-ci sont des hydroleucites desséchés, dans lesquels la matière albuminoïde s'est cristallisée. Nous avons dit que les cellules superficielles avaient des grains sans cristalloïde. La rumination de l'albumen dans les *Hedereæ* est due à la structure particulière de l'assise épithéliale, qui a dans ce groupe ses parois externes fortement cutinisées et qui se gélifie d'une façon inégale.

La différenciation des cellules sœurs et celle du sac embryonnaire sont semblables aux mêmes formations rencontrées dans la plupart des Dialypétales. La présence d'un tégument à l'ovule, la différenciation d'une assise épithéliale, les phénomènes de résorption produits rappellent ce qui se passe dans un certain nombre d'ovules de Gamopétales (Composées, Dipsacées, Scrofulariées, etc.).

II. — Les autres conclusions sont relatives au développement de l'embryon. Le tableau suivant résume assez bien sa formation et la marche des différenciations.

Oosphère fécondée.	Embryon.	Méristème interne.	Méristème indifférent (cellules quadrants supérieures).	Cotylédon. Méristème gemmulaire.		
			Cylindre central...	Cylindre central..		Hypocotyle.
			Écorce...........	Écorce...........		
			(Cellules quadrants inférieures.)			
		Épiderme.	Épiderme........	Épiderme........		
				Coiffe............		Collet.
	Suspenseur.	Région supérieure.	Méristème indifférent...........	Colonne.	Coiffe. Écorce.	Cône radiculaire.
				Écorce.	Écorce.	
			Coiffe...........	Coiffe.		
		Région inférieure. — Cordon d'attache.				

Au point de vue de la formation du cône radiculaire, les initiales du cylindre central marquent la limite du suspenseur et de l'embryon. Le système inférieur de l'écorce et de la coiffe proviennent du suspenseur. Les extrémités supérieures de la coiffe sont produites par dédoublement des cellules inférieures de l'épiderme.

Les éléments procambiaux proviennent de cloisonnements tangentiels et radiaux et ne se forment pas dans toutes les directions.

Le péricyle concourt à la formation de chaque massif libérien.

Les canaux sécréteurs se différencient dans les cellules péricycliques et les cellules secrétrices fonctionnent comme telles avant le stade de repos, puisque nous avons trouvé de la gommo-résine dans certains embryons. Vers le stade de repos, elles deviennent des cellules de réserve puisqu'elles présentent des grains d'aleurone à la maturité, comme les autres cellules embryonnaires. Ces canaux sécréteurs apparaissent d'abord dans l'axe hypocotylé ; dans les stades suivants, on les observe dans les cotylédons. Au contraire, les trachées naissent dans les cotylédons seulement. Au point de vue sécréteur, l'axe a la prépondérance sur l'appendice, tandis qu'au point de vue de la différenciation ligneuse, l'appendice a la prépondérance sur l'axe.

La disposition de ces trachées et la marche de leur différenciation montrent que leur ensemble constitue un faisceau ligneux de racine s'insérant dans les cotylédons.

Les embryons de Lierre seuls atteignent cette différenciation ; ceux des autres Araliacées ne présentent ni canaux sécréteurs, ni trachées.

Avant d'arriver à la maturité, l'embryon digère une partie de l'albumen par le processus de gélification. La gelée qui entoure l'embryon se regonfle en absorbant une grande quantité d'eau, dès que commence la germination, et l'embryon continue la digestion de l'albumen.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE VI

Fig. 1. — *Aralia racemosa* L. Coupe longitudinale d'un jeune bouton floral. Chaque loge carpellaire communique avec la cavité florale. Sur le bord de la loge on distingue un mamelon ovulaire. Gr. = 55.

Fig. 2. — Jeune mamelon ovulaire au début de sa différenciation. Gr. = 265.

Fig. 3. — *Aralia racemosa* L. Section transversale de l'ovaire du bouton floral intéressant les mamelons ovulaires; dans la masse ovarienne on distingue des canaux sécréteurs. Gr. = 55.

Fig. 4. — La loge carpellaire a été coupée tangentiellement et présente ainsi de chaque côté les deux mamelons ovulaires. Gr. = 265.

Fig. 5. — *Aralia racemosa* L. Stade plus avancé. Section radiale de l'ovaire passant par l'ovule descendant. Gr. = 265.

Fig. 6. — *Aralia spinosa* L. Ovule descendant. Apparition du mamelon nucellaire un peu latéralement. — *a*, cellule apicale; *sa*, cellule subapicale: *en*, cellule qui appartiendra à l'épiderme du nucelle; *et*, cellule qui appartiendra à l'épiderme interne du tégument. Sur les bords de la loge on distingue les trois assises qui formeront plus tard les trois couches externes du spermoderme. Gr. = 265.

Fig. 7. — *Aralia spinosa* L. Mamelon ovulaire coupé radialement; *s*, cellule privilégiée. Gr. = 265.

Fig. 8. — *Aralia spinosa* L. Le nucelle est différencié nettement et le tégument atteint la hauteur du nucelle. Les lettres ont la même signification que dans la figure 6. Gr. = 265.

Fig. 9. — *Hedera Helix* L. Section radiale de l'ovaire. Le mamelon ovulaire descend dans la loge. Gr. = 265.

Fig. 10. — *Hedera Helix* L. L'ovule descendant présente à la partie inférieure la cellule privilégiée différenciée, *s*. Gr. = 265.

Fig. 11. — *Hedera Helix*, var. *Regnoriana* Hort. L'ovule descend dans la loge et la cellule privilégiée est différenciée. Gr. = 265.

Fig. 12. — *Aralia spinosa* L. Le nucelle ne comprend que la cellule apicale et la cellule subapicale. L'ovule est situé tout à fait à la partie supérieure de la loge. Gr. = 265.

Fig. 13. — *Aralia spinosa* L. Dans la masse de l'ovule descendant on distingue un faisceau qui se différencie. — *t*, trachée; *b*, cellule qui donnera des éléments ligneux; *l*, cellule qui donnera des éléments libériens. Gr. = 265.

PLANCHE VII

Fig. 14. — *Aralia spinosa* L. La cellule apicale s'est divisée longitudinalement; la cellule subapicale a grandi. Gr. = 265.
Fig. 15. — *Aralia racemosa* L. Section radiale de l'ovule descendant. Les cellules du tégument se divisent longitudinalement pour augmenter le nombre des files cellulaires. Gr. = 215.
Fig. 16. — *Aralia racemosa* L. Région funiculaire de l'ovule descendant montrant les poils unicellulaires.
Fig. 17. — Section de l'ovule intéressant transversalement le nucelle et montrant que l'élargissement du nucelle se fait par division tangentielle de ses éléments. Gr. = 265.
Fig. 18. — *Aralia spinosa* L. Nucelle avec deux cellules sœurs provenant de la division de la cellule mère primordiale. Gr. = 265.
Fig. 19. — *Fatsia japonica* Dcne et Pl. Nucelle présentant une série axile de trois cellules sœurs. La seconde s'est divisée longitudinalement. Gr. = 265.
Fig. 20. — *Fatsia japonica* Dcne et Pl. Nucelle avec deux séries axiles. Gr. = 265.
Fig. 21. — *Fatsia japonica* Dcne et Pl. Nucelle avec cellule primordiale différenciée. Gr. = 265.
Fig. 22. — *Hedera Helix* L. Nucelle avec cellule primordiale différenciée. Gr. = 265.
Fig. 23. — *Hedera Helix*, var. *Regnoriana* Hort. Nucelle dont la cellule primordiale est sous-épidermique. Gr. = 265.
Fig. 24. — *Aralia racemosa* L. Nucelle avec cellule primordiale. Gr. = 265.
Fig. 25. — La cellule primordiale est devenue diastasique; les cellules latérales se gélifient. Gr. = 265.
Fig. 26. — *Fatsia japonica* Dcne et Pl. Nucelle avec deux séries axiles. Gr. = 265.
Fig. 27. — *A. racemosa* L. Nucelle présentant une anticline; la seconde cellule sœur se développe en sac embryonnaire. Les cellules du nucelle supérieures à la série axile se gélifient. Gr. = 265.
Fig. 28. — *A. spinosa* L. Nucelle où la cellule primordiale est sous-épidermique. Gr. = 265.
Fig. 29. — *Hedera Helix*, var. *Regnoriana* Hort. Nucelle avec quatre cellules sœurs. Les cellules latérales du nucelle se gélifient. Gr. = 265.
Fig. 30. — *A. racemosa* L. Nucelle avec deux séries axiles, la droite composée de trois cellules, la gauche formée d'une seule cellule. Gr. = 265.
Fig. 31. — *A. cachemirica* Dcne et Pl. La cellule primordiale sous-épidermique a donné quatre cellules sœurs. Gr. = 265.
Fig. 32. — *A. racemosa* L. Nucelle avec deux cellules sœurs. Gr. = 265.
Fig. 33. — La cellule inférieure est en cinèse et va donner une série axile à trois cellules sœurs. Gr. = 265.
Fig. 34. — La cellule inférieure est aussi en cinèse et une série axile à quatre cellules sœurs va être formée. Les deux cellules supérieures montrent par leur position réciproque qu'elles proviennent d'une même cellule. Les cellules voisines du nucelle se gélifient. Gr. = 265.
Fig. 35. — Nucelle avec deux séries axiles de chacune deux cellules. Gr. = 265.
Fig. 36. — Nucelle avec quatre cellules sœurs dont les trois supérieures se

sont divisées longitudinalement; pas de cloison séparative dans la troisième. Gr. = 265.

Fig. 37. — *A. racemosa* L. Nucelle avec série axile de quatre cellules sœurs, la troisième présente deux noyaux sans cloison séparative. Gr. = 265.

Fig. 38. — La cellule primordiale a donné quatre noyaux sans formation de cloisons séparatives. Les cellules voisines du nucelle se gélifient. Gr. = 265.

Fig. 39. — Nucelle avec trois cellules sœurs. Gr. = 265.

Fig. 40. — Les deux cellules sœurs supérieures sont refoulées en même temps que les cellules nucellaires voisines se gélifient. Gr. = 265.

Fig. 41. — Les cellules sœurs supérieures sont réduites à deux lames en verre de montre absorbant fortement l'hématoxyline. Gr. = 265.

Fig. 42. — Le sac présente deux noyaux à chaque extrémité. Gr. = 265.

Fig. 43. — Le sac présente quatre noyaux et une grande vacuole et se prolonge en cæcum dans la base du nucelle. Sur le côté gauche le nucelle est complètement résorbé. Gr. = 265.

Fig. 44. — Les deux noyaux inférieurs du sac sont sur le même plan horizontal. Gr. = 265.

Fig. 45. — Le sac présente le même dispositif que dans la figure précédente; mais le nucelle est ici complètement résorbé sur ses faces latérales. A peine trouve-t-on encore entre le tégument et le sac quelques lames se colorant encore un peu par l'hématoxyline. Gr. = 215.

PLANCHE VIII

Fig. 46. — *Hedera rhombea* Hort. Sac embryonnaire à deux noyaux; il y a au centre une grande vacuole. Le nucelle est complètement résorbé dans ses parties latérales et supérieure. Gr. = 265.

Fig. 47. — *Aralia cordata* Thunb. Sac embryonnaire avec huit noyaux libres. La figure montre l'épiderme interne du tégument différencié. Gr. = 265.

Fig. 48. — *Hedera Helix* L. Sac embryonnaire avec quatre noyaux en cinèse; ces figures cinétiques sont allongées et ne présentent pas de centrosome à leur sommet. En haut du sac on distingue encore les vestiges des deux cellules sœurs. Gr. = 265.

Fig. 49. — Les noyaux ont pris leurs places respectives dans le sac. — *s*, synergides coupées; *o*, oosphère; *ns*, noyau polaire supérieur; *ni*, noyau polaire inférieur; *a*, antipodes. Les antipodes se colorent fortement comme les cellules qui vont subir une certaine dégénérescence. Gr. = 265.

Fig. 50. — Le sommet du sac présente dans le voisinage des noyaux polaires des granulations protéiques se colorant fortement par l'hématoxyline. Les antipodes sont en file. Gr. = 265.

Fig. 51. — Fusion des noyaux polaires. Ces deux noyaux présentent leur nucléine répartie en bâtonnets courts. Les antipodes sont en voie de régression; elles se colorent fortement et n'ont plus aucune netteté structurale. Gr. = 265.

Fig. 52. — Rapprochement des deux noyaux polaires dans la région supérieure du sac embryonnaire. Gr. = 265.

Fig. 53. — *Hedera Helix*, var. *digitata* Hort. Région supérieure du sac embryonnaire. Les synergides *s* se colorent fortement à leur extrémité; l'oosphère est volumineuse, elle est localisée supérieurement et un peu latéralement. Le noyau secondaire n_1 est placé immédiatement au-des-

sous; son nucléole a été transporté par l'action mécanique du rasoir sur un autre point de la préparation. Il est à remarquer que ce nucléole présente au centre une région moins riche en chromatine. Gr. = 455.

Fig. 54. — *Aralia racemosa* L. Section longitudinale de l'ovaire. — *ae*, assise épithéliale en voie de disparition et refoulée par l'albumen; *cm*, couche membraniforme provenant de la partie du tégument qui a été gélifiée; *tc*, épiderme externe du tégument avec une ou deux assises sous-jacentes; *ec*, épiderme de la loge carpellaire formé de cellules un peu obliques coupées presque transversalemsnt; *fl*, fibres longitudinales coupées radialement; *fo*, fibres obliques en section presque transversale. Gr. = 265.

Fig. 55. — *Hedera Helix* L. Région externe de l'albumen avec le reste du tégument. La coupe est faite radialement. — *a*, assise superficielle de l'albumen devenue diastasique et par suite digestive; *cm*, couche membraniforme provenant de la région interne du tégument gélifiée; *cg*, cellules de la région externe en voie de gélification; *te*, épiderme externe du tégument. Gr. = 265.

Fig. 56. — *Hedera Helix* L. Section tangentielle de l'ovule. — *ae*, assise épithéliale; *se*, sac embryonnaire; *si*, région interne du tégument gélifiée; *c*, couche avec macles d'oxalate de calcium; *re*, région externe du tégument; *f*, faisceau raphéal. Gr. = 42.

Fig. 57. — *Hedera Helix* L. Cellule de l'albumen avec grandes vacuoles et protoplasme présentant quelques granulations protéiques absorbant l'hématoxyline. Gr. = 350.

Fig. 58. — Cellule de l'albumen avec les vacuoles multipliées; chacune d'elles par le fixatif déshydratant a cristallisé une masse protéique peu volumineuse. Gr. = 350.

Fig. 59. — Région superficielle de l'albumen. — *te*, épiderme externe du tégument; *cm*, couche membraniforme; *a*, assise superficielle de l'albumen sans granulation protéique dans les vacuoles. La cellule immédiatement inférieure présente des granulations. Gr. = 350.

Fig. 60. — Cellule de l'intérieur d'un albumen de graine près de la maturité. Le cristalloïde est complètement formé et remplit presque tout l'hydroleucite. Gr. = 350.

Fig. 61. — *Aralia racemosa* L. Coupe radiale de l'ovule vue dans la moitié voisine du funicule. Le sac embryonnaire présente un embryon *e* unicellulaire et quelques noyaux disposés le long de sa paroi. L'assise interne du tégument s'est différenciée en assise épithéliale, *ae*. L'intervalle compris entre cette assise et la région externe du tégument correspond à la partie interne qui est gélifiée. Par les déshydratants employés pour monter la coupe la gelée est devenue invisible. Gr. = 265.

Fig. 62. — *Hedera Helix* L. Coupe radiale de l'ovule montée dans un liquide glycérique; toutes les parties gélifiées sont bien visibles. — *se*, sac embryonnaire avec plusieurs couches de noyaux libres disposés contre sa paroi; *ae*, assise épithéliale recouverte par une cuticule épaisse; *ri*, région interne du tégument gélifiée; *c*, assise intermédiaire renfermant des macles d'oxalate de calcium; *re*, région externe du tégument non encore gélifiée; *te*, épiderne externe du tégument. Gr. = 265.

PLANCHE IX

Fig. 63 à 89. — *Hedera Helix* L. Embryons à des stades de plus en plus avancés. Gr. = 215.

Fig. 63. — Embryon de deux cellules. — *e*, embryon proprement dit; *s*, suspenseur.
Fig. 64. — Embryon de trois cellules.
Fig. 65. — Embryon de six cellules.
Fig. 66. — Embryon de six cellules.
Fig. 67. — Embryon de huit cellules.
Fig. 68. — Embryon de sept cellules. Une cellule du suspenseur est en mitose.
Fig. 69 et 70. — Deux coupes successives longitudinales d'un embryon de treize cellules.
Fig. 71. — Embryon de treize cellules.
Fig. 72. — Embryon de quinze cellules, vu de face.
Fig. 73. — Le même reconstruit de profil.
Fig. 74. — Embryon de vingt cellules, vu de face.
Fig. 75. — Le même, reconstruit de profil.
Fig. 76. — Embryon de vingt-cinq cellules, vu de face.
Fig. 77. — Le même, vu de profil.
Fig. 78. — Embryon de vingt-sept cellules, vu de face.
Fig. 79. — Embryon de vingt-sept cellules, vu de profil.
Fig. 80. — Embryon de vingt-sept cellules.
Fig. 81. — Embryon de quarante et une cellules.
Fig. 82. — Embryon de cinquante-neuf cellules.
Fig. 83. — Embryon de soixante-deux cellules. L'épiderme est différencié dans la partie supérieure de l'embryon et n'est pas encore délimité dans les cellules contiguës au suspenseur.
Fig. 84. — Embryon de soixante-treize cellules. L'épiderme n'est pas encore délimité dans la partie supérieure droite.
Fig. 85. — Embryon de cent dix cellules. Le cordon d'attache est nettement marqué.
Fig. 86. — Embryon de deux cent vingt-neuf cellules. Des cloisonnements tangentiels se produisent dans la partie supérieure du suspenseur et semblent vouloir continuer latéralement l'écorce. Dans la partie supérieure droite on distingue une cloison tangentielle dans une cellule épidermique.
Fig. 87. — Embryon de deux cent dix cellules. La cellule inférieure du suspenseur est fortement vacuolisée et présente près de sa paroi un noyau peu visible.
Fig. 88. — Embryon de deux cent vingt cellules. On remarque aussi un cloisonnement tangentiel dans une cellule épidermique. Une cellule de la région axiale est en mitose et montre la direction longitudinale des nouvelles cloisons.
Fig. 89. — Embryon de quatre cent dix cellules. Il s'est élargi beaucoup ; la région sous-jacente à l'épiderme s'est cloisonnée, surtout longitudinalement.

PLANCHE X

Fig. 90. — *Hedera Helix* L. Embryon de douze cent seize cellules. Il présente en coupe une forme de raquette due à ce que les éléments du mi-

Fig. 139. — *Meryta macrophylla* Seem. Spermoderme coupé transversalement; mêmes lettres que précédemment.

Fig. 140. — *Panax Murrayi* F.v. Muell. Spermoderme coupé transversalement. Gr. = 215.

Fig. 141. — *Aralia racemosa* L. Spermoderme coupé transversalement. Gr. = 205.

Fig. 142. — *Fatsia japonica* Dcne et Pl. Ovule ascendant. Nucelle avec série axile de trois cellules sœurs. Le bourrelet est indiqué des deux côtés. Gr. = 265.

Fig. 143. — *Fatsia japonica* Dcne et Pl. Coupe longitudinale de la région supérieure d'une loge carpellaire montrant la position de l'ovule ascendant. Gr. = 42.

Fig. 144. — *Hedera Helix* L. Ovule ascendant. Nucelle avec cellule subapicale différenciée en cellule primordiale. Le tégument est seulement indiqué sur un côté. Gr. = 265.

Fig. 145. — *Hedera Helix* L. Représentation d'une microphotographie montrant l'activité diastasique de la partie supérieure de l'embryon et la digestion des cellules albuminifères voisines. Gr. = 144.

Fig. 146. — *Hedera Helix* L. L'embryon est voisin de la maturité; il ne présente pas encore de trachées dans ses cotylédons. La région claire qui entoure l'embryon est la partie de l'albumen qui a été digérée. Les cellules épargnées renferment des hydroleucites avec granulations protéiques. Gr. = 85.

Fig. 118. — Moitié supérieure d'une coupe de l'axe hypocotylé dans son quart supérieur et appartenant au même embryon. — *cs*, canal sécréteur; *p*, péricycle.

Fig. 119. — Région médiane de la coupe transversale d'un cotylédon dans sa partie moyenne appartenant au même embryon. — *ee*, épiderme externe; *ei*, épiderme interne. Gr. = 265.

PLANCHE XII

Fig. 120. — *Hedera Helix* L. Région médiane de la coupe transversale d'un cotylédon au-dessus de la gemmule et appartenant à l'embryon précédent. — *ee*, épiderme externe; *ei*, épiderme interne. Gr. = 265.

Fig. 121. — Embryon adulte. Région centrale de la coupe transversale de l'axe hypocotylé dans sa partie moyenne. — *p*, péricycle; *cs*, canal sécréteur. Gr. = 265.

Fig. 122. — Embryon adulte. Région médiane de la coupe transversale du cotylédon à sa base. — *pl*, pôle ligneux. Gr. = 265.

Fig. 123 et 124. — Elles représentent le faisceau ligneux qu'on trouve dans la partie médiane du cotylédon à des hauteurs différentes. Gr. = 265.

Fig. 125. — Embryon adulte. Moitié de la coupe transversale de l'axe hypocotylé au niveau de la gemmule. — *ee*, épiderme; *cs*, canal sécréteur. Gr. = 265.

Fig. 126. — Région moyenne du cotylédon. — *pl*, pôle ligneux; *tc*, tubes criblés en formation. Gr. = 265.

Fig. 127. — Section d'une nervure latérale du cotylédon. Gr. = 265.

Fig. 128 et 129. — Région supérieure du cotylédon. — *ee*, épiderme externe; *ei*, épiderme interne; *cs*, canal sécréteur; *pl*, pôle ligneux. Gr. = 265.

Fig. 130. — Embryon adulte. Région moyenne de l'axe hypocotylé. Il y a quatre régions sécrétrices et quatre massifs procambiaux. Gr. = 40.

Fig. 131. — Embryon adulte. Section transversale de l'axe hypocotylé sous la gemmule. Deux des régions sécrétrices se divisent. Gr. = 40.

Fig. 132. — Section transversale des deux cotylédons à leur base. Les pôles ligneux apparaissent. Gr. = 40.

Fig. 133. — Section transversale des deux cotylédons dans leur région moyenne. Un seul canal sécréteur existe en face du pôle ligneux. Gr. = 40.

PLANCHE XIII

Fig. 134. — *Heptapleurum venulosum* W. et A. Spermoderme coupé transversalement. — *cm*, couche membraniforme; *te*, épiderme externe du tégument; *ei*, épiderme interne de la loge; *fl*, fibres longitudinales. Gr. = 215.

Fig. 135. — *Oreopanax capitatum* Dcne et Pl. Spermoderme coupé transversalement; mêmes lettres que dans la figure précédente. Gr. = 215.

Fig. 136. — *Aralia trifoliata* Meyer. Spermoderme coupé transversalement. Gr. = 215.

Fig. 137. — *Hedera Helix* L. Spermoderme coupé transversalement. — *cm*, *te*, *ec*, *fl*, mêmes désignations que précédemment; *fo*, fibres obliques. Gr. = 215.

Fig. 138. — *Acanthopanax sessiliflorum* Seem. Les fibres obliques sont remplacées par des grandes cellules à épaississement inégal formant une couche d'une vingtaine d'assises. Gr. = 215.

Fig. 139. — *Meryta macrophylla* Seem. Spermoderme coupé transversalement; mêmes lettres que précédemment.

Fig. 140. — *Panax Murrayi* F.v. Muell. Spermoderme coupé transversalement. Gr. = 215.

Fig. 141. — *Aralia racemosa* L. Spermoderme coupé transversalement. Gr. = 265.

Fig. 142. — *Fatsia japonica* Dcne et Pl. Ovule ascendant. Nucelle avec série axile de trois cellules sœurs. Le bourrelet est indiqué des deux côtés. Gr. = 265.

Fig. 143. — *Fatsia japonica* Dcne et Pl. Coupe longitudinale de la région supérieure d'une loge carpellaire montrant la position de l'ovule ascendant. Gr. = 42.

Fig. 144. — *Hedera Helix* L. Ovule ascendant. Nucelle avec cellule subapicale différenciée en cellule primordiale. Le tégument est seulement indiqué sur un côté. Gr. = 265.

Fig. 145. — *Hedera Helix* L. Représentation d'une microphotographie montrant l'activité diastasique de la partie supérieure de l'embryon et la digestion des cellules albuminifères voisines. Gr. = 144.

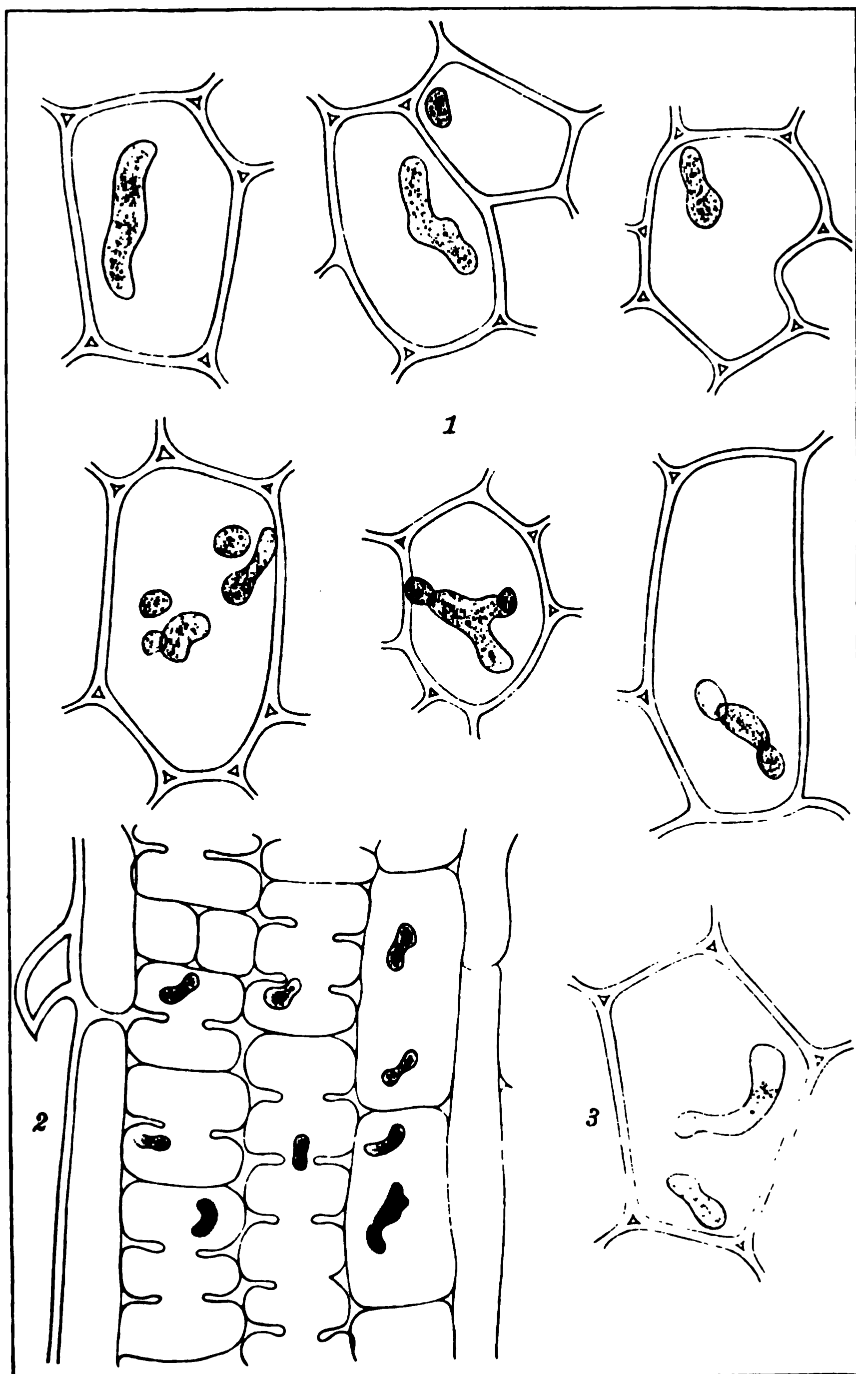
Fig. 146. — *Hedera Helix* L. L'embryon est voisin de la maturité; il ne présente pas encore de trachées dans ses cotylédons. La région claire qui entoure l'embryon est la partie de l'albumen qui a été digérée. Les cellules épargnées renferment des hydroleucites avec granulations protéiques. Gr. = 85.



ESSAIS DE CULTURES ISOLÉES. ÉTÉ 1895



[illegible] de l'[illegible] 1-2 et de l'[illegible] 3

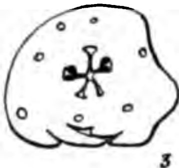


Ljustryck af Chr. Westphal, Stockholm

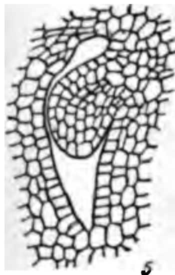
GERMES MYCÉLIENS DE L'*Uredo glumarum* (1-2) ET DE L'*Uredo graminis* (3).

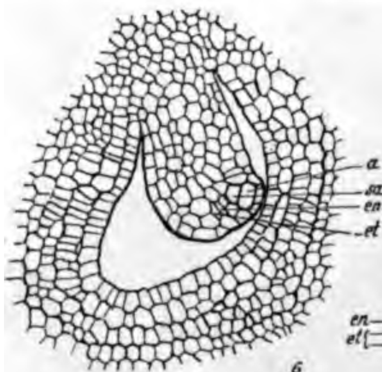

1


2

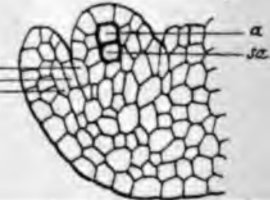

3

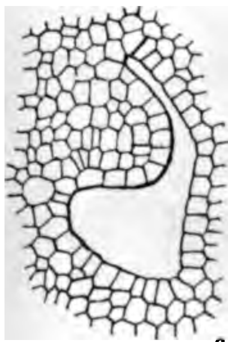

4


5

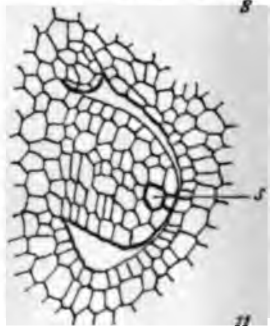

a
sa
en
et
6

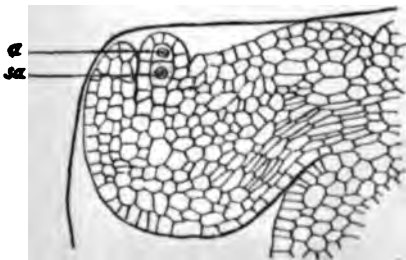

s
7

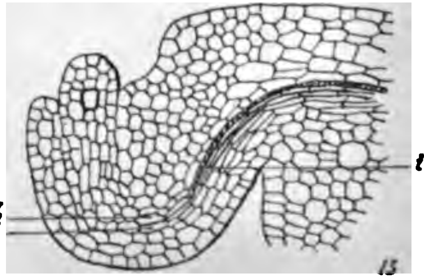

a
sa
en
et
8

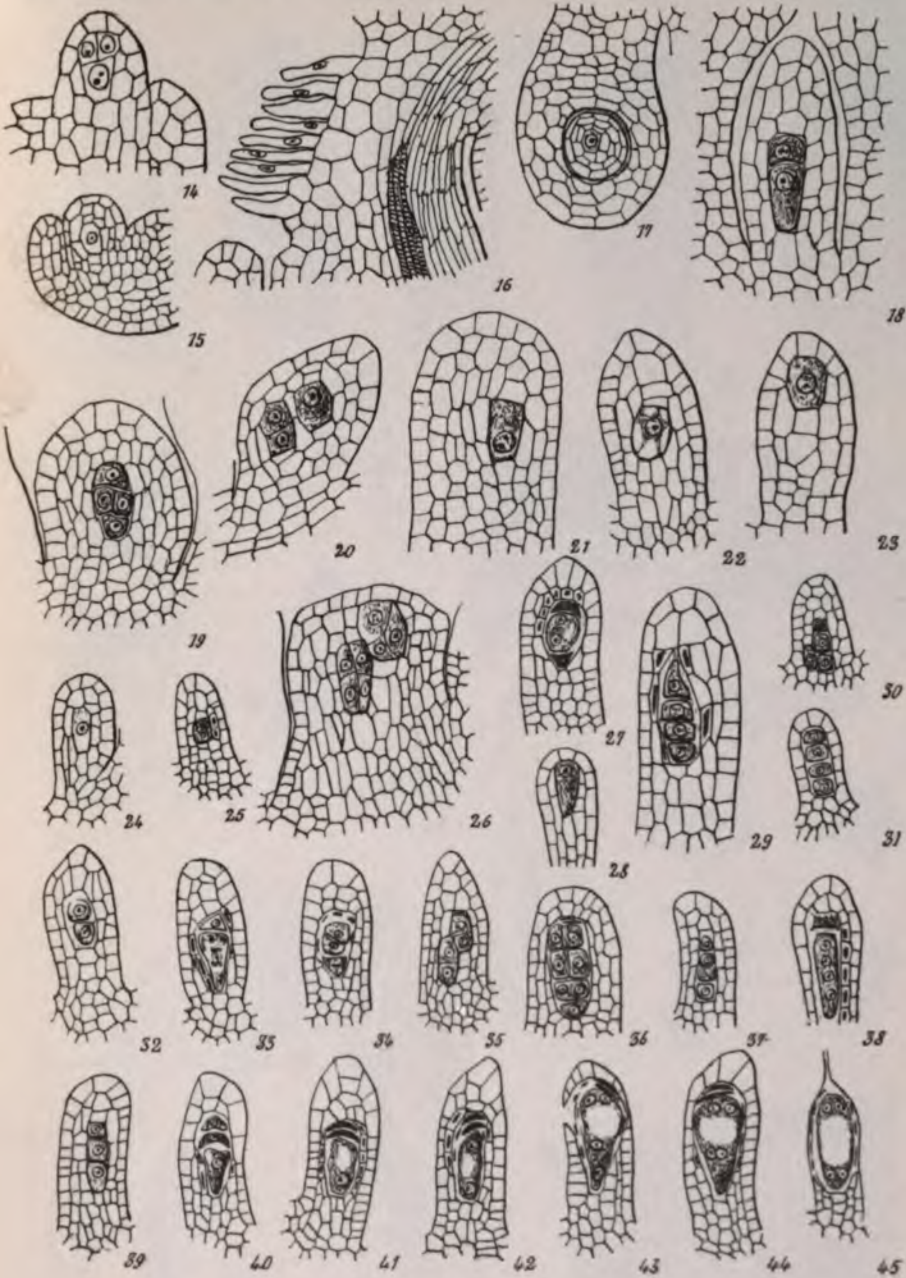

9

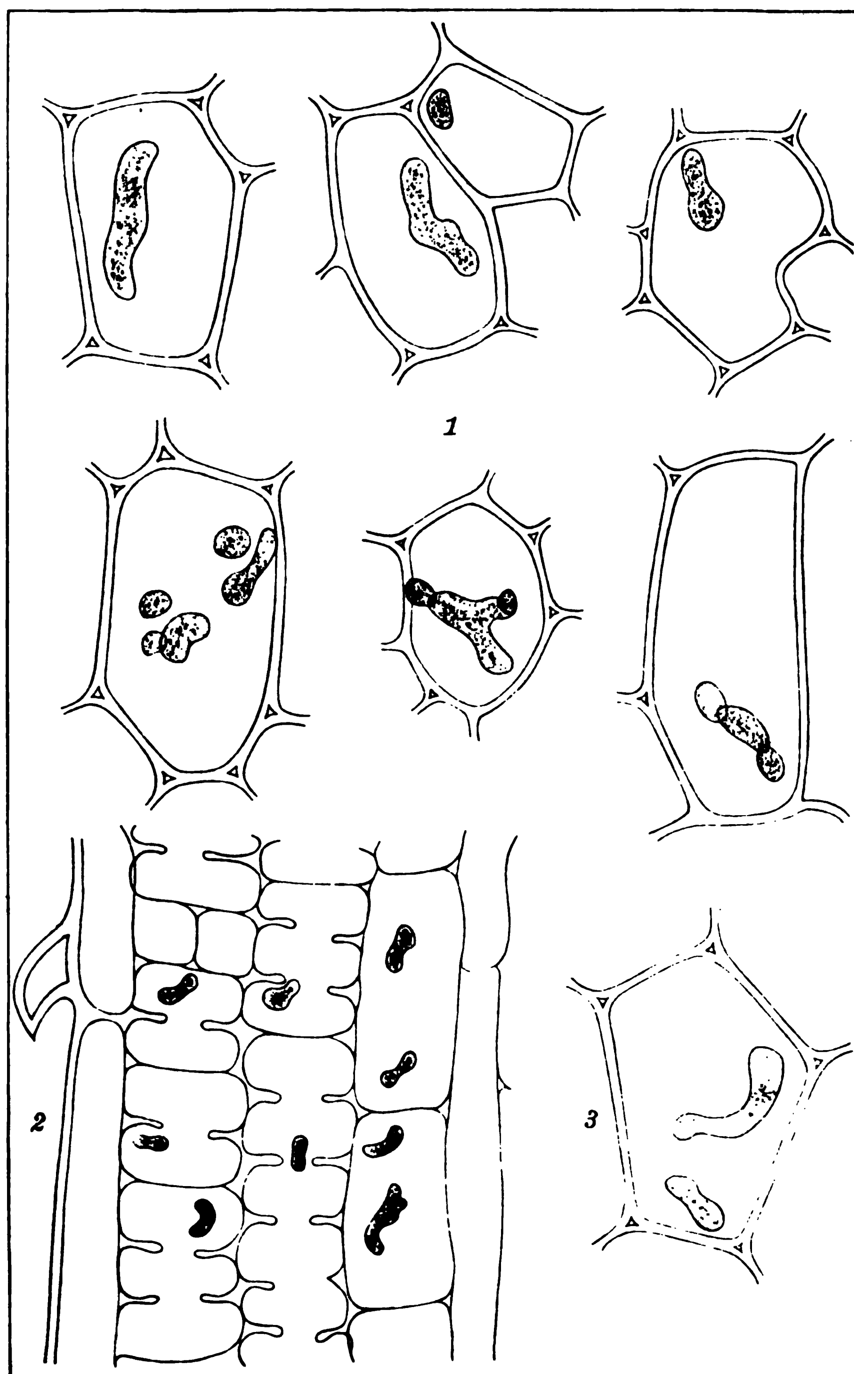

s
10


s
11


a
sa
12

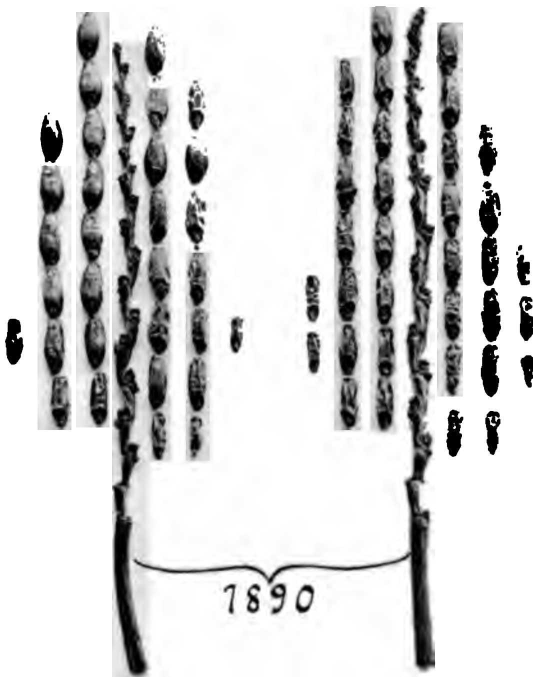

t
b
t
13


14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45

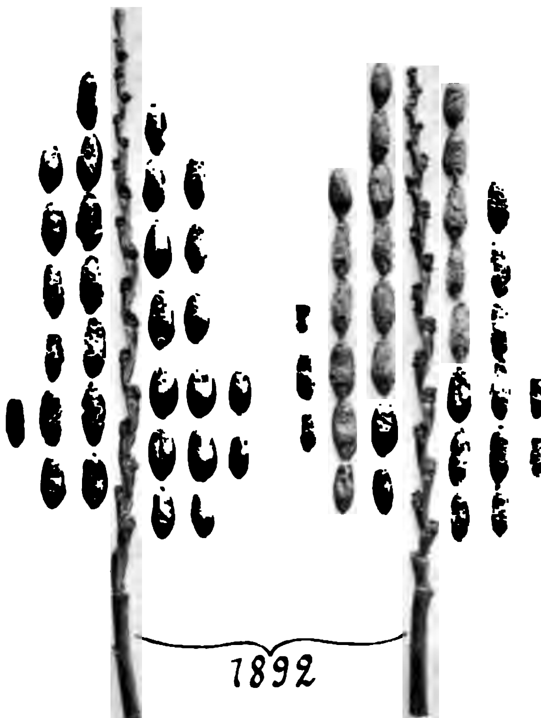


Ljustryck af Chr. Westphal, Stockholm.

GERMES MYCÉLIENS DE L'*Uredo glumarum* (1-2) ET DE L'*Uredo graminis* (3).









ÉPIS DE BLÉ DE MICHIGAN BRONCE

récoltés de 1890 à 1893.

Fig. 118. — Moitié supérieure d'une coupe de l'axe hypocotylé dans son quart supérieur et appartenant au même embryon. — *cs*, canal sécréteur; *p*, péricycle.

Fig. 119. — Région médiane de la coupe transversale d'un cotylédon dans sa partie moyenne appartenant au même embryon. — *ee*, épiderme externe; *ei*, épiderme interne. Gr. = 265.

PLANCHE XII

Fig. 120. — *Hedera Helix* L. Région médiane de la coupe transversale d'un cotylédon au-dessus de la gemmule et appartenant à l'embryon précédent. — *ee*, épiderme externe; *ei*, épiderme interne. Gr. = 265.

Fig. 121. — Embryon adulte. Région centrale de la coupe transversale de l'axe hypocotylé dans sa partie moyenne. — *p*, péricycle; *cs*, canal sécréteur. Gr. = 265.

Fig. 122. — Embryon adulte. Région médiane de la coupe transversale du cotylédon à sa base. — *pl*, pôle ligneux. Gr. = 265.

Fig. 123 et 124. — Elles représentent le faisceau ligneux qu'on trouve dans la partie médiane du cotylédon à des hauteurs différentes. Gr. = 265.

Fig. 125. — Embryon adulte. Moitié de la coupe transversale de l'axe hypocotylé au niveau de la gemmule. — *ee*, épiderme; *cs*, canal sécréteur. Gr. = 265.

Fig. 126. — Région moyenne du cotylédon. — *pl*, pôle ligneux; *tc*, tubes criblés en formation. Gr. = 265.

Fig. 127. — Section d'une nervure latérale du cotylédon. Gr. = 265.

Fig. 128 et 129. — Région supérieure du cotylédon. — *ee*, épiderme externe; *ei*, épiderme interne; *cs*, canal sécréteur; *pl*, pôle ligneux. Gr. = 265.

Fig. 130. — Embryon adulte. Région moyenne de l'axe hypocotylé. Il y a quatre régions sécrétrices et quatre massifs procambiaux. Gr. = 40.

Fig. 131. — Embryon adulte. Section transversale de l'axe hypocotylé sous la gemmule. Deux des régions sécrétrices se divisent. Gr. = 40.

Fig. 132. — Section transversale des deux cotylédons à leur base. Les pôles ligneux apparaissent. Gr. = 40.

Fig. 133. — Section transversale des deux cotylédons dans leur région moyenne. Un seul canal sécréteur existe en face du pôle ligneux. Gr. = 40.

PLANCHE XIII

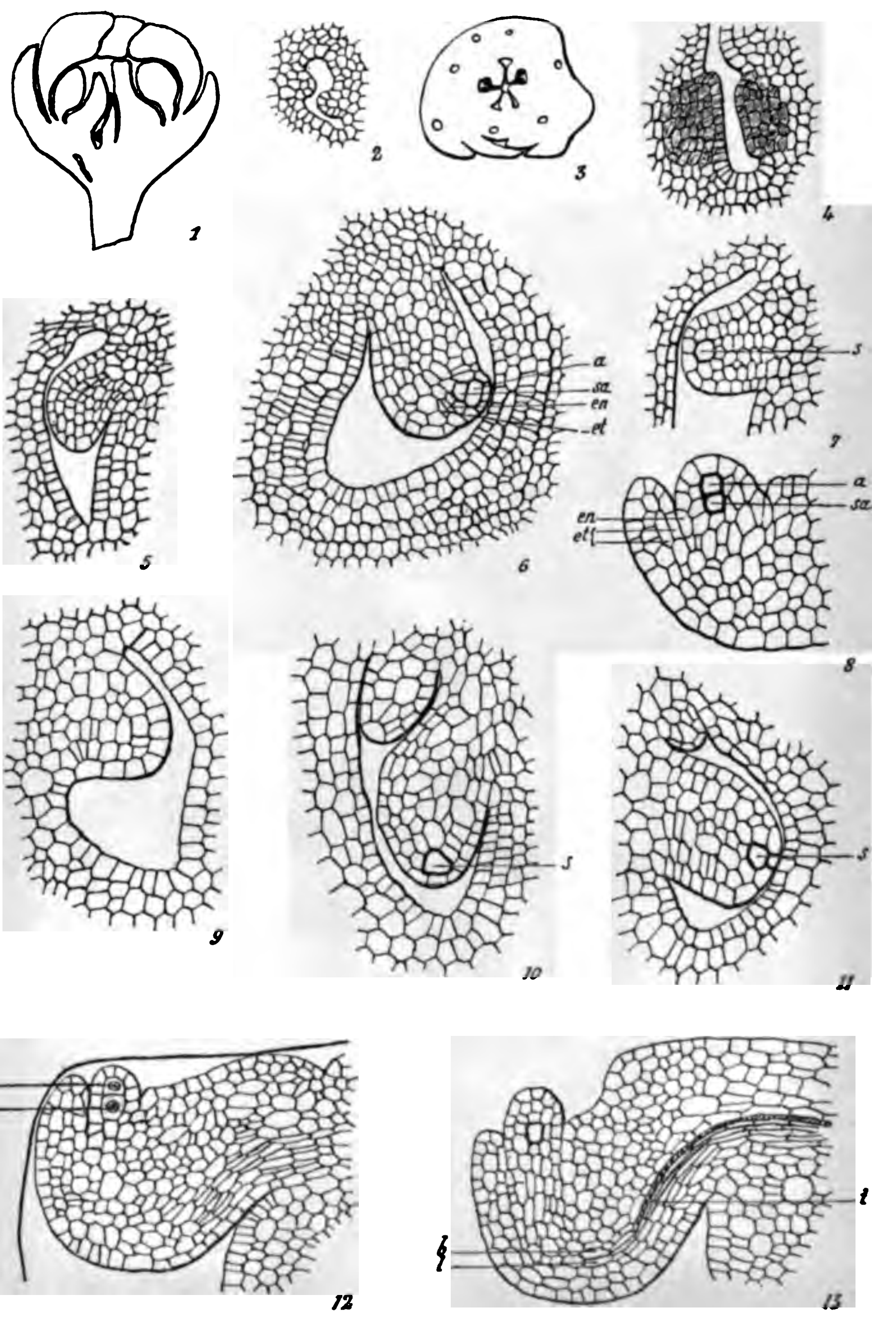
Fig. 134. — *Heptapleurum venulosum* W. et A. Spermoderme coupé transversalement. — *cm*, couche membraniforme; *te*, épiderme externe du tégument; *ei*, épiderme interne de la loge; *fl*, fibres longitudinales. Gr. = 215.

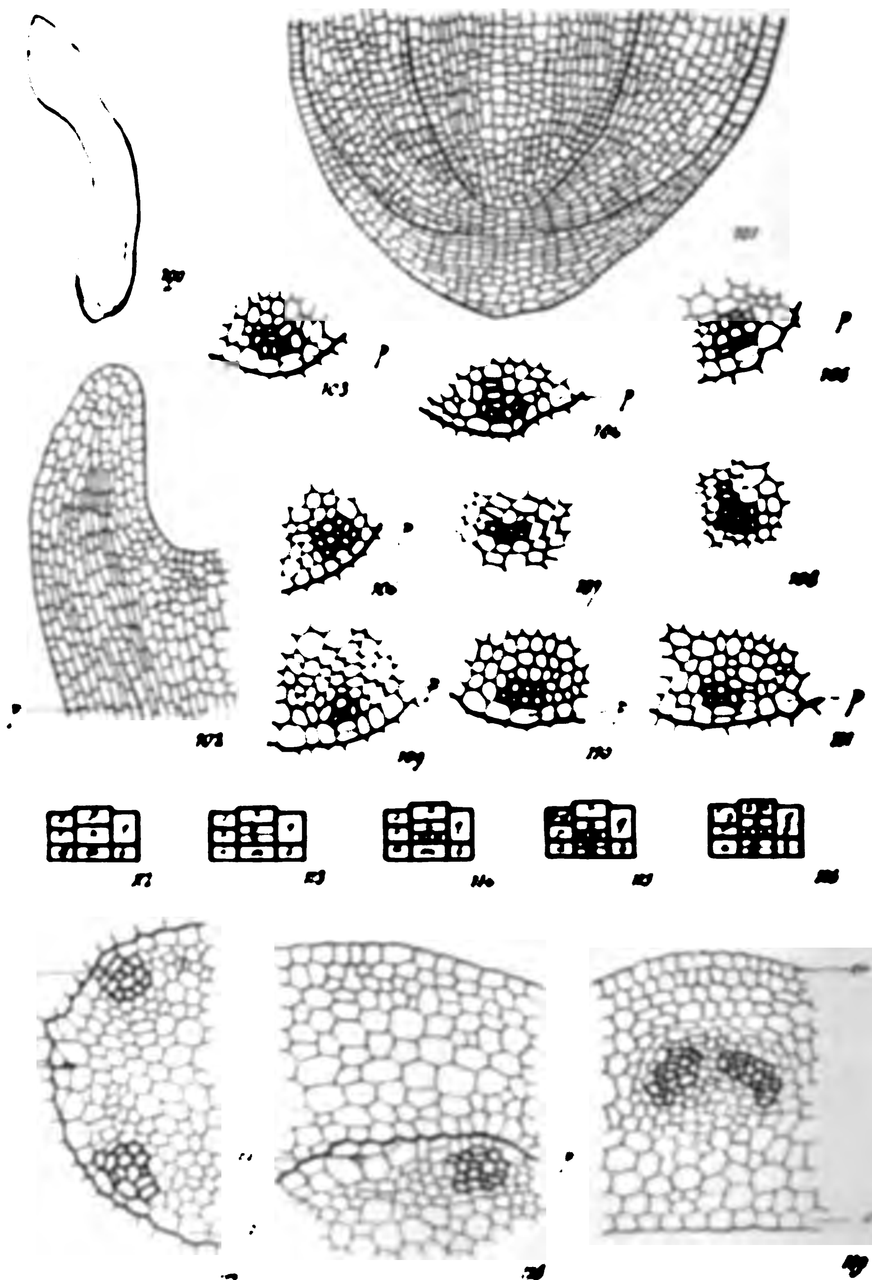
Fig. 135. — *Oreopanax capitatum* Dcne et Pl. Spermoderme coupé transversalement; mêmes lettres que dans la figure précédente. Gr. = 215.

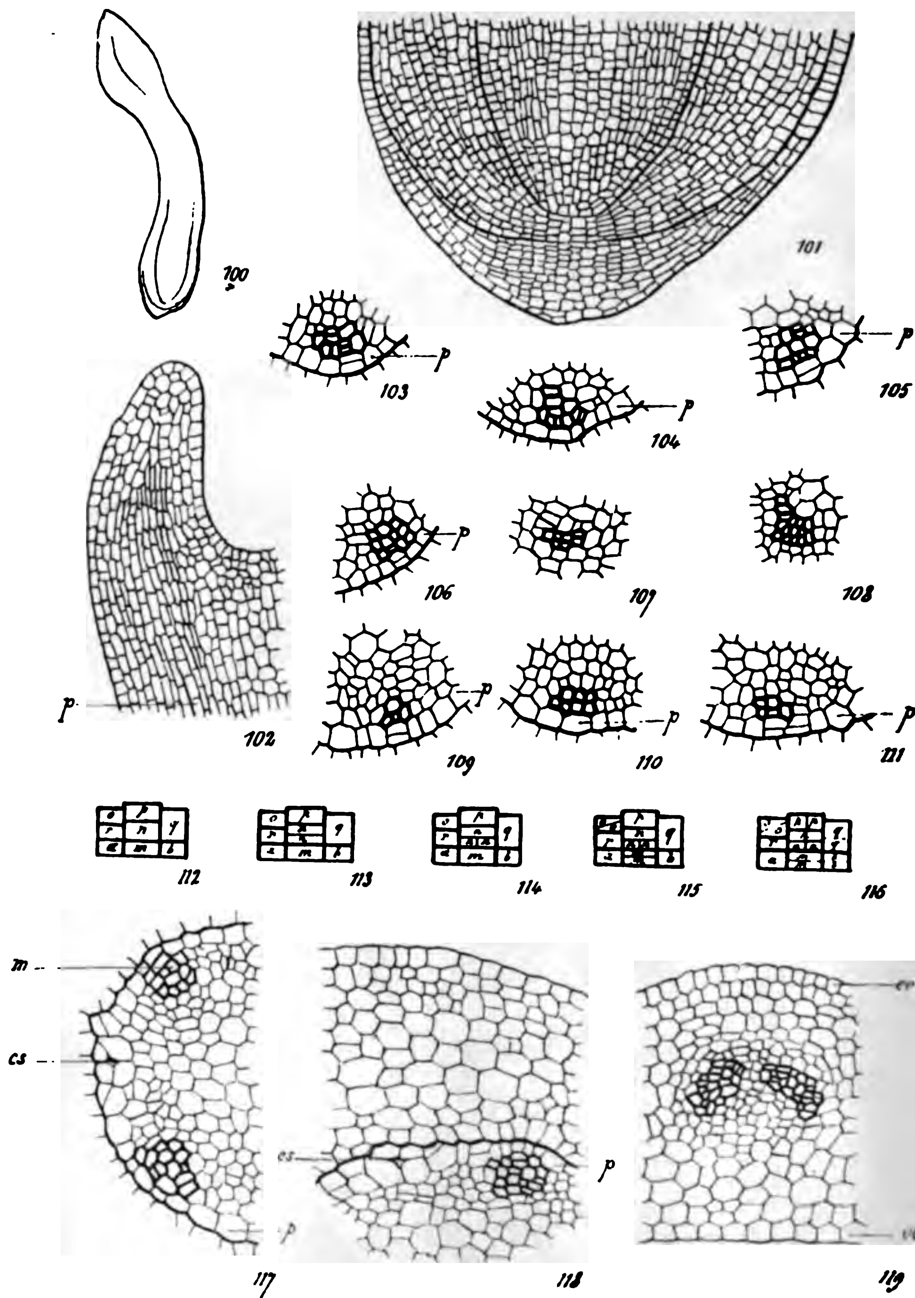
Fig. 136. — *Aralia trifoliata* Meyer. Spermoderme coupé transversalement. Gr. = 215.

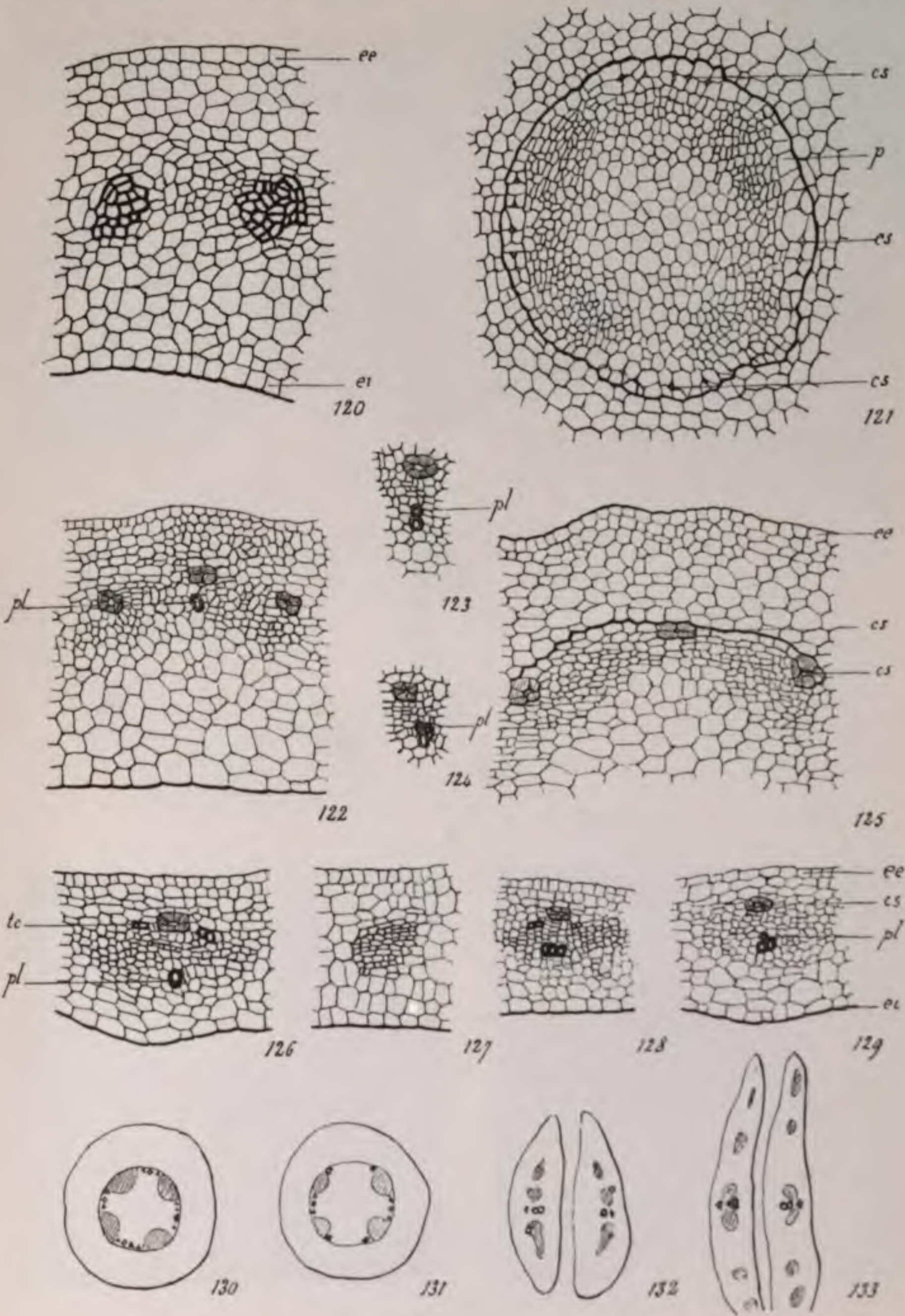
Fig. 137. — *Hedera Helix* L. Spermoderme coupé transversalement. — *cm*. *te*, *ec*, *fl*, mêmes désignations que précédemment; *fo*, fibres obliques. Gr. = 215.

Fig. 138. — *Acanthopanax sessiliflorum* Seem. Les fibres obliques sont remplacées par des grandes cellules à épaississement inégal formant une couche d'une vingtaine d'assises. Gr. = 215.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
a
sa
en
et
s
a
sa
en
et
s
s
a
sa
t
t
t




100
101
102
103
104
105
106
107
108
109
110
111
112
113
114
115
116
117
118
119
p
m
cs


ee
ei
120
cs
p
cs
cs
121
pl
123
pl
124
pl
122
ee
cs
cs
125
tc
pl
126
127
128
ee
cs
pl
ei
129
130
131
132
133

